

ORSAY

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

T H E S E

présentée

Pour obtenir

Le Grade de DOCTEUR ès-Sciences Naturelles

par

Julien BERTHAUD

**sujet : LES RESSOURCES GENETIQUES
POUR L'AMELIORATION DES CAFEIERS AFRICAINS DIPLOIDES**

Evaluation de la richesse génétique des populations
sylvestres et de ses mécanismes organisateurs.
Conséquences pour l'application.

soutenue le 17 décembre 1984 devant la Commission d'examen

MM. RIZET Président
ARBEZ
CAUDERON
CHARRIER
MOUNOLOU
PERNES
TOURE

remerciements

avant de présenter ce mémoire, je veux adresser mes remerciements à tous ceux qui ont participé à sa réalisation, par leurs conseils, leurs apports techniques et m'ont aidé par leur amitié.

j'adresse mes remerciements à Jean PERNES pour avoir contribué à la mise en place de ce programme de recherche, en avoir suivi le déroulement et su me faire partager son intérêt pour l'amélioration des plantes.

je remercie André CHARRIER qui, depuis plusieurs années, à la direction du laboratoire de Génétique de l'ORSTOM, en Côte d'Ivoire, a su me conseiller dans ma démarche scientifique, et m'encourager dans la voie de recherche que j'avais choisie.

je remercie Georges RIZET pour la passion avec laquelle il s'est attaché à cette recherche et pour le temps qu'il a bien voulu me consacrer pour l'examen des différentes étapes de ce travail.

messieurs Michel ARBEZ, André CAUDERON, Jean-Claude MOUNOLOU, Bakary TOURE ont accepté de juger ce travail malgré leurs nombreuses responsabilités, qu'ils en soient remerciés.

mon travail s'est déroulé en Côte d'Ivoire pour sa plus grande part. Je voudrais que la présentation de ce mémoire soit une nouvelle occasion d'adresser à mes camarades de la station ORSTOM de Man tous mes remerciements pour leur contribution dévouée et souvent anonyme. A Adiopodoumé, j'ai trouvé un accueil amical et des conseils avisés ; grâce à cette collaboration, j'ai pu obtenir une partie importante des résultats présentés ici. Je leur exprime ma reconnaissance.

la dernière étape de cette recherche a pu se faire au laboratoire G.P.D.P. (C.N.R.S.-Gif-sur-Yvette) où Jean PERNES a bien voulu m'accueillir, que tous les collègues de ce laboratoire trouvent ici l'expression de ma gratitude.

S O M M A I R E

INTRODUCTION.....	3
Première Partie	
MATERIEL VEGETAL ET DEMARCHE EXPERIMENTALE	
Chapitre I : MATERIEL VEGETAL.....	9
A. Matériel végétal utilisé.....	13
1. Position systématique adoptée.....	13
2. Matériel en herbier.....	14
3. Matériel expérimental.....	15
B. Création et multiplication du matériel.....	18
1. Croisements contrôlés.....	19
2. Conservation des graines.....	19
3. Multiplication végétative et accélération du cycle des générations.....	20
4. Obtention d'haploïdes et des diploïdes correspondants...	23
Chapitre II : MISE AU POINT DES METHODES D'ETUDES DE LA DIVERSITE GENETIQUE.....	25
A. Diversité génétique mesurée par les marqueurs enzymatiques....	25
1. Technique d'électrophorèse.....	25
2. Analyse des déterminismes génétiques.....	29
3. Méthodes d'analyse des résultats.....	35

B. Diversité génétique estimée par les allèles d'incompatibilité.	41
1. Méthode de test de l'incompatibilité.....	43
2. Déterminisme génétique de l'incompatibilité.....	48
3. Estimation du nombre d' allèles S dans une population de caféiers.....	55
C. Diversité génétique observée par d'autres caractéristiques....	57
1. Résistance aux parasites.....	57
2. Caractères quantitatifs.....	66

Deuxième Partie

STRUCTURE DE L'ESPECE C. CANEPHORA

Chapitre I : POLYMORPHISME INTERNE DES POPULATIONS.....	73
A. Son observation dans la population de l'Ira.....	73
1. Biologie et démographie de la population.....	73
2. Echanges intra et inter-populations.....	79
B. Observation du polymorphisme interne de la population de Ndongué.....	88
1. Echanges intra et inter-populations.....	88
2. Polymorphisme pour les caractères de vigueur et de productivité.....	91
3. Bilan.....	96
Chapitre II : MISE EN EVIDENCE D'UNE STRUCTURE DANS LE POLYMORPHISME DE L'ESPECE.....	97
A. La diversité globale et sa répartition.....	99
1. Diversité globale.....	99
2. Répartition de la diversité.....	99
B. Structure de l'espèce.....	102
1. Distances inter-populations.....	102
2. " entre individus.....	105
C. Les groupes formés et la collection I.R.C.C.....	109

Chapitre III : CONFIRMATION DE LA STRUCTURE DE L'ESPECE.....	111
A. Par les caractères biologiques.....	112
1. Morphologie - Phénologie.....	112
2. Relations intergroupes.....	113
B. Par les réactions face aux rouilles.....	115
1. Réactions des arbres des populations sylvestres.....	117
2. " dans les descendances.....	117
3. " des arbres de la collection I.R.C.C.....	119
C. Par les caractères technologiques.....	121
1. Granulométrie.....	121
2. Teneur en caféine.....	121
D. Bilan de l'analyse des populations <u>C. canephora</u>.....	123

Troisième Partie

STRUCTURE DE QUELQUES AUTRES ESPECES DE CAFELIERS

Chapitre I : REPARTITION ACTUELLE DES ESPECES ET DES POPULATIONS DE CAFELIERS.....	129
A. Répartition des espèces.....	131
1. Espèces endémiques.....	131
2. " occupant un massif forestier.....	136
3. " à aire de répartition large.....	139
B. Répartition des populations.....	141
1. Adaptation à l'altitude.....	141
2. Gradients d'humidité.....	143
3. Hétérogénéité des sols.....	146
C. Caractéristiques des distributions observées.....	146
Chapitre II : STRUCTURE DANS LE POLYMORPHISME INTRA ET INTERSPECIFIQUE.....	149
A. Au niveau intraspécifique.....	149
1. Chez les caféiers de l'ouest et du centre de l'Afrique.....	150

2. Chez les caféiers de l'Afrique de l'est.....	159
B. Au niveau interspécifique.....	160
1. Chez les caféiers de l'Afrique centrale.....	160
2. " " " " " de l'est.....	163
3. Proximité entre les espèces.....	167
C. Caractéristiques des structures décrites.....	169

Chapitre III : UNE AUTRE DIVERSITE :

LES RELATIONS CAFÉIERS-ROUILLES..... 171

A. Comportement des caféiers face aux rouilles dans leur milieu.....	172
B. Comportement des caféiers en Côte d'Ivoire, en champ et en ombrière.....	173
1. Réactions des espèces provenant de l'ouest africain.....	173
2. " " " " l'Afrique centrale...	174
3. " " " " l'Afrique de l'est...	174
4. " " largement répandues.....	175
5. " " des <u>Mascarocoffea</u>	175
6. " " du genre <u>Psilanthus</u>	177
C. Comportement des différentes espèces après inoculation artificielle par <u>H. coffeicola</u>.....	179
D. Bilan.....	180

Chapitre IV : CARACTERISTIQUES DE QUELQUES POPULATIONS

DE CAFÉIERS..... 181

A. Population de <u>C. stenophylla</u> de la forêt de l'Ira.....	181
1. Biologie de la population.....	183
2. Approche du polymorphisme de la population.....	194
B. Population de <u>C. Liberica</u> au Mont Tonkoui.....	197
1. Biologie de la population.....	199
2. Approche du polymorphisme de la population.....	205
C. Population de <u>C. humilis</u> dans la forêt de Tiapleu.....	205
1. Biologie de la population.....	206
2. Confrontations Rouilles-Caféiers.....	210
D. Principales caractéristiques des populations de caféiers.....	211

Chapitre V : DISPERSION ET ECHANGES GENETIQUES.....	213
A. Mécanismes de dispersion.....	213
1. Dispersion par voie végétative.....	213
2. " par fruits et graines.....	214
3. " par les pollens.....	216
B. Echanges génétiques interspécifiques.....	219

Quatrième Partie
DISCUSSION - CONCLUSIONS

Chapitre I : DIVERSITE PRESENTE DES POPULATIONS DE CAFEIERS....	227
A. "Modèles d'espèces".....	227
B. Un "modèle" de population et les écarts à ce modèle.....	231
1. Structure démographique de la population.....	231
2. Création d'une population.....	234
C. Création et maintien d'un polymorphisme	
intra et inter-populations.....	236
1. Nombre d'arbres efficaces d'une population.....	237
2. Facteurs modelant le polymorphisme.....	239
3. Problèmes posés par l'évaluation de ces polymorphismes..	242
D. Conclusion.....	244
Chapitre II : EVOLUTION DES CAFEIERS ET DES ROUILLES.....	247
A. Données actuelles de la systématique des caféiers.....	249
B. Les espèces de caféiers et la flore forestière africaine.....	255
1. Les grandes régions phytogéographiques de l'Afrique.....	255
2. Comparaison avec la répartition de la diversité	
chez les animaux.....	256
3. Diversité des caféiers.....	257
C. Histoire géologique et climatique de l'Afrique et	
les relations entre espèces.....	258
1. Histoire géologique.....	258
2. Les glaciations.....	259

3. Histoire de la forêt.....	260
D. Histoire des caféiers.....	263
1. Caféiers du centre de l'Afrique.....	263
2. " de l'ouest africain.....	264
3. " de la région guinéo-congolaise.....	266
4. " de l'est africain.....	267
5. " malgaches.....	268
6. Conclusion.....	272
E. Origine et évolution des rouilles.....	274
1. Hypothèses sur l'origine de la rouille <u>H. vastatrix</u>	274
2. Observations en Côte d'Ivoire.....	276
3. Arguments pour une origine polyphylétique des rouilles..	277
4. " " " " africaine unique " " ..	279
5. Conclusion.....	281
Chapitre III : RESSOURCES GENETIQUES	
POUR L'AMELIORATION DES CAFEIERS.....	283
A. Histoire de la découverte et de la mise en culture	
des espèces de caféiers.....	283
1. Chronologie pour les principales espèces de caféiers....	283
2. Histoire de la découverte et de la mise en culture	
des caféiers en Côte d'Ivoire.....	286
B. Amélioration des caféiers en Côte d'Ivoire.....	290
1. Sélection des caféiers <u>C. canephora</u> en Côte d'Ivoire....	290
2. Une relecture des résultats.....	294
C. Proposition d'un schéma d'amélioration.....	299
1. Description du schéma.....	299
2. Conséquences pour l'amélioration de la qualité.....	301
3. Création et sélection.....	303
4. Un schéma d'amélioration valable pour d'autres	
plantes tropicales.....	304
D. Contrôle variétal.....	306
E. Stratégies de collecte et de conservation	
ressources génétiques.....	309
1. Collecte du matériel végétal.....	309
2. Conservation de la diversité génétique.....	313

3. Evaluation.....	315
F. Conclusion.....	316
CONCLUSION GENERALE.....	319
BIBLIOGRAPHIE.....	325
ANNEXES.....	341

RESUME

Une meilleure connaissance de la diversité génétique existante dans les populations de caféiers est indispensable à la conduite de leur amélioration génétique. Son observation a été basée sur les marqueurs du polymorphisme enzymatique et l'étude des allèles S du système d'incompatibilité.

Des populations de caféiers sont décrites, tant pour leur structure démographique que pour leur polymorphisme. La mise en évidence d'échanges génétiques entre les populations, par les pollens, permet d'expliquer le maintien du polymorphisme important trouvé dans ces populations. La position relative des arbres dans une population joue un rôle déterminant dans la régulation des échanges génétiques avec les autres populations.

Au sein des espèces, et tout particulièrement chez Coffea canephora, des formes distinctes sont mises en évidence. La séparation se fait souvent entre formes "guinéenne" et "congolaise". Les espèces de caféiers sont inégalement réparties. La région Cameroun-Gabon contient beaucoup plus d'espèces que le massif forestier guinéen.

La répartition de la diversité génétique des caféiers dans son ensemble se rapproche beaucoup de celle de la flore africaine en général. Nous en déduisons que l'évolution du paléo-environnement, Quaternaire surtout, a joué un rôle très actif dans la structure actuelle de la diversité des caféiers.

Nous terminons en proposant un schéma d'amélioration des caféiers s'appuyant sur la structure génétique en deux groupes différenciés, découverte par nos analyses sur certaines espèces, et conduisant à l'adoption d'un système de croisements intergroupes. Ce schéma d'amélioration pourrait avoir une valeur plus générale et s'appliquer à d'autres plantes tropicales des mêmes régions ayant eu une histoire comparable.

MOTS CLES

Coffea, génétique (des populations), polymorphisme enzymatique, système d'incompatibilité, amélioration des plantes, analyse des données, paléo-environnement, Afrique, Côte d'Ivoire.

Introduction

INTRODUCTION

Ce travail se présente comme la recherche d'informations biologiques pour la définition d'une stratégie de l'amélioration des caféiers africains diploïdes, tout spécialement de l'espèce cultivée C. canephora. Jusqu'à présent, la sélection de celle-ci s'appuyait sur un matériel végétal provenant d'un nombre limité de formes d'origine spontanée et d'individus repérés en plantations. Les résultats les plus intéressants ont été obtenus par le tri d'individus à production élevée parmi le matériel mis en collection et la diffusion de variétés par voie végétative.

Les caféiers forment un complexe multispécifique dont les nombreuses espèces sont toutes originaires d'Afrique et de la région malgache. Pour les recherches conduisant au mémoire présenté, nous avons choisi de limiter le champ des investigations aux caféiers africains diploïdes, ce qui exclut les caféiers malgaches déjà bien étudiés par Charrier (1978), et Coffea arabica, espèce qui, par ses caractéristiques biologiques, tétraploïde et autogame, mérite une attention particulière. Nous avons déjà d'ailleurs conduit des recherches sur les relations entre cette espèce et C. canephora (Berthaud 1977) et d'autres sont en cours (Le Pierres, à paraître).

L'originalité des caféiers tient au fait que la mise en culture de ces espèces, et surtout de la plus cultivée en Afrique, C. canephora, ne remonte qu'à la deuxième moitié du dix-neuvième siècle. Cette mise en culture n'a pas encore conféré le statut de plante domestiquée aux caféiers. Il s'agit de plantes pérennes avec des générations de trente ans environ ; quelques générations seulement séparent les populations sauvages actuelles de celles qui ont fourni

les formes cultivées, et ces populations sauvages peuvent être retrouvées dans les forêts africaines. La situation est donc particulièrement favorable pour entreprendre l'étude de la diversité disponible dans les populations sylvestres, en déduire les structures génétiques de ces espèces et aborder son exploitation par des programmes de création et de sélection de nouvelles formes de caféiers.

Pour connaître la richesse génétique des caféiers dans leur ensemble, nous avons voulu mener des études au niveau des populations, au niveau des espèces, et comparer les espèces entre elles. Evoquons quelques unes des questions qui se posaient au début de nos recherches :

- Comment se présente une population de caféiers ? Quel est son effectif, sa composition, son polymorphisme interne ?

- Le système d'incompatibilité est-il un facteur important du maintien du polymorphisme des populations par les flux géniques qu'il impose ? Sur quelles distances ont lieu ces échanges génétiques ?

- Combien d'espèces participent au complexe du genre Coffea et quelle est leur répartition ?

- Existe-t-il un "modèle" d'espèce, valable pour toutes les espèces de caféiers, ou chacune des espèces a-t-elle son propre modèle ? Quels pourraient être les facteurs agissant sur ces structures d'espèces ?

- Comment une meilleure connaissance du polymorphisme génétique des populations, et des espèces en général, peut-elle être utilisée dans un schéma d'amélioration des caféiers ?

- Les caféiers, composante de la flore forestière africaine, peuvent-ils servir de modèle pour l'étude d'autres plantes de cette flore ?

Nous avons apporté des éléments de réponses à ces questions variées et à quelques autres, grâce à l'emploi de marqueurs permettant de mesurer le polymorphisme des espèces ou des populations, et de "voir" les échanges génétiques entre arbres et entre populations. Jusqu'à présent, les caféiers avaient été décrits à partir de caractères quantitatifs, souvent observés pour leur incidence sur les caractéristiques commerciales du produit. Nous avons voulu disposer de marqueurs plus qualitatifs, moins soumis à l'influence du milieu, de façon à faciliter les comparaisons entre individus, populations ou espèces. Il en découle le choix logique de l'utilisation de marqueurs fournis par l'électrophorèse d'enzymes et les allèles S du système d'incompatibilité. L'électrophorèse d'enzymes était déjà utilisée chez les caféiers. En revanche, si on savait depuis longtemps que les caféiers étaient autoincompatibles, le déterminisme génétique en cause n'avait jamais été démontré, à plus forte raison, aucune indication sur la diversité de ces allèles était disponible. Un autre marquage a aussi été choisi, c'est l'observation de la résistance des caféiers aux rouilles orangée et farineuse.

Outre les techniques, le choix du matériel végétal soumis aux études est de première importance. Nous avons décidé d'observer des populations in situ, et des populations transférées en collection, après nos prospections dans plusieurs pays africains. L'examen de la collection de C. canephora de l'I.R.C.C., en Côte d'Ivoire, nous a permis d'évaluer le travail de sélection réalisé, en comparant la composition génétique des individus soumis à la sélection et celle des meilleures obtentions.

L'exposé des résultats se présente de la façon suivante :

- Une première partie est consacrée à la description sommaire du matériel analysé, et à la mise au point des méthodes de "marquage", c'est-à-dire des techniques d'analyse elles-mêmes, et l'étude des déterminismes génétiques des marqueurs considérés.

• Dans la deuxième partie, il s'agira d'étudier en détail une espèce de caféiers, C. canephora, à partir de deux populations sauvages prises comme exemples, puis au niveau de l'espèce dans son ensemble.

• La troisième partie apportera des informations sur les autres espèces de caféiers africains diploïdes, permettant ainsi de comparer les résultats avec ceux obtenus préalablement avec l'espèce C. canephora.

• Dans la quatrième partie, nous rechercherons des éléments d'explication des résultats acquis. Les interprétations que nous apporte la génétique des populations seront envisagées, ainsi que celles fournies par une vision d'ensemble basée sur l'étude de la diversité de la flore africaine en général. Au cours du dernier chapitre, nous présenterons un schéma d'amélioration des caféiers, déduit de la structure génétique découverte dans l'espèce C. canephora, ainsi que les orientations nouvelles pour la collecte des caféiers sauvages et leur conservation.

Première partie :

Matériel végétal et démarche expérimentale



Première partie

MATERIEL VEGETAL ET DEMARCHE EXPERIMENTALE

L'objet de notre travail était l'étude des populations sylvestres de caféiers, c'est-à-dire autant la description du polymorphisme qui existe dans ces populations que la manière dont il avait été créé et par quels mécanismes il était entretenu.

Dans ce but nous avons suivi deux axes de recherches principaux. Le premier axe était le repérage des populations sylvestres et leur mise en collection. Pour ce repérage, l'exploitation des renseignements en provenance des herbiers a pu rendre bien des services. Ces renseignements nous ont permis de retrouver des sites à caféiers. D'une façon plus générale, ils nous ont apporté une connaissance plus large des zones de diversité et de la richesse spécifique des caféiers.

La mise en collection du matériel à partir des collectes dans les pays prospectés a bénéficié des mises au point et des améliorations récentes apportées aux techniques horticoles disponibles pour les caféiers.

Le deuxième axe était l'approche génétique de ces populations. Pour cela, nous avons besoin de marqueurs, et nous pouvons dire qu'il n'en existait pas au début de ce travail, ou tout du moins n'étaient-ils pas utilisés dans ce but. Nous avons donc choisi plusieurs méthodes qui s'étaient montrées performantes chez d'autres plantes, telle l'électrophorèse d'enzymes, ou pouvaient

apporter des informations très différentes, telle l'étude des allèles du système d'incompatibilité. Nous tenions à éviter d'appuyer nos résultats sur une seule méthode, car des certitudes ou tout au moins des convictions fortes ne peuvent provenir que de résultats convergents fournis par des méthodes différentes, exploitant le fonctionnement de parties différentes du génome. Nous avons aussi tenté d'utiliser dans cette approche génétique des populations des caractères quantitatifs dont l'intérêt était primitivement lié à leur utilisation en sélection. Ils permettent une description d'une autre facette de la diversité génétique des populations.

Comment amener ces méthodes à être opérationnelles pour le but poursuivi ? Nous avons d'abord dû faire les mises au point techniques nécessaires pour obtenir des lectures de résultats fiables et pouvoir établir ensuite nos résultats sur un grand nombre d'analyses. Nous avons ensuite étudié le déterminisme génétique des marqueurs.

La première étape était facile à franchir pour la technique d'électrophorèse, car celle-ci avait été l'objet des travaux de Berthou et al, (1977,1980). En revanche, pour étudier les allèles du système d'incompatibilité, tout restait à faire, pourrions nous dire. Les travaux de Devreux et al, (1959) avaient bien montré l'existence de l'autoincompatibilité. Charrier (1972) avait mis en évidence que certains arbres pouvaient être incompatibles entre eux. Le déterminisme génétique de ce système avait été évoqué mais jamais démontré. Le peu de connaissances sur ce sujet était lié à la méthode utilisée des croisements en champ, qui exigeait une grande quantité de travail. La première démarche a donc consisté à mettre au point une nouvelle méthode, permettant de tester en série les réactions de compatibilité pollen-style.

Ces méthodes ne deviennent vraiment opérationnelles, c'est-à-dire permettant un marquage fin, seulement si on connaît le déterminisme génétique de ces différents marqueurs.

Nous y avons consacré une part importante de nos analyses

en électrophorèse, soit pour vérifier les déterminismes proposés par Berthou et al, (1980), soit pour en analyser de nouveaux.

Pour le système d'incompatibilité, nous avons d'abord montré quel était le type de déterminisme en jeu, avant de nous pencher sur l'estimation du nombre d'allèles S dans les populations sylvestres.

Pour l'analyse des déterminismes génétiques, il y avait la nécessité d'obtenir du matériel ayant les caractéristiques particulières permettant de répondre aux questions que nous nous posions. Nous avons donc puisé dans ce que nous pourrions appeler une "banque de croisements". En effet, des descendance provenant de croisements contrôlés étaient déjà en place à Divo et à Man. Ces croisements avaient été réalisés dans le but de créer un nouveau matériel pour la sélection. En recherchant les caractéristiques des parents, nous avons pu trouver des situations intéressantes à exploiter pour l'analyse des déterminismes génétiques qui nous concernaient. Nous avons créé de nouvelles combinaisons génétiques, spécialement dans ce but. Cela a été aussi l'occasion d'exploiter un matériel totalement nouveau pour les caféiers : les haploïdes doublés de C. canephora, dont nous exposerons la technique d'obtention.

Nous nous sommes également intéressés à d'autres caractéristiques des plantes : teneur en caféine, résistance aux parasites, avec une approche assez semblable à celle que nous venons d'évoquer précédemment, mais avec beaucoup moins de précisions au niveau de l'étude du déterminisme génétique. Ces caractères font intervenir des ensembles complexes de gènes, qu'il faudrait analyser de façon très fine. Le matériel constitué par les haploïdes doublés devraient nous y aider.

La constitution de cette "caisse à outils génétiques" était l'étape préalable nécessaire à l'étude des populations sylvestres. Ce sont les résultats qui découlent de son exploitation qui seront présentés dans les parties suivantes.

Tableau 1-1 : Les prospections de caféiers réalisées par l'O.R.S.T.O.M. depuis 1960.

années	pays prospectés	organismes	espèces collectées	lieux de mise en collection
1966	Ethiopie	O.R.S.T.O.M.	<i>C. arabica</i>	Ethiopie Madagascar Côte d'Ivoire Cameroun
1960-1974	Région Malgache	MUSEUM I.F.C.C. O.R.S.T.O.M.	Mascarocoffea (>50 taxa)	Madagascar
1975	Centrafrique	I.F.C.C.	Caféier de la Nana <i>C. congensis</i> <i>C. liberica</i> <i>C. canephora</i>	Centrafrique Côte d'Ivoire
1975-1981	Côte d'Ivoire	O.R.S.T.O.M.	<i>C. canephora</i> <i>C. humilis</i> <i>C. liberica</i> <i>C. stenophylla</i> <i>Psilanthus</i> sp.	Côte d'Ivoire
1977	Kenya	I.F.C.C. O.R.S.T.O.M.	<i>C. arabica</i> <i>C. eugenioides</i> <i>C. fadenii</i> <i>C. zanguebariae</i>	Kenya Côte d'Ivoire
1982	Tanzanie	I.F.C.C. O.R.S.T.O.M.	<i>C. mufindiensis</i> <i>C. zanguebariae</i> <i>C. sp.</i>	Tanzanie Côte d'Ivoire
1983	Cameroun	I.F.C.C. O.R.S.T.O.M.	<i>C. brevipes</i> <i>C. canephora</i> <i>C. congensis</i> <i>C. liberica</i> <i>C. staudtii</i> <i>C. sp.</i> <i>Psilanthus</i> sp.	Cameroun Côte d'Ivoire

Chapitre I

MATERIEL VEGETAL

A. MATERIEL VEGETAL UTILISE

Nous avons tenu à faire figurer dans le matériel utilisé tous les échantillons d'herbier observés, même s'il s'agit d'un matériel "mort". C'est une façon de souligner toute l'importance de celui-ci pour une recherche qui veut se consacrer exclusivement à l'étude du matériel "vivant".

1. Position systématique adoptée

Les problèmes de la systématique des caféiers seront abordés au cours de la discussion des résultats. Nous voulons simplement présenter la position adoptée et suivie tout au long de l'exposé des résultats.

La définition du genre Coffea et de ses subdivisions est celle qui a été proposée par Leroy (1980a et b) (cf. quatrième partie). Ainsi l'espèce Paracoffea ebracteolata devient Psilanthus ebracteolatus.

Pour la définition des espèces nous nous sommes placés du côté des "rassembleurs". En attendant des études ultérieures, toutes les formes qui peuvent s'apparenter ont été regroupées. C'est ainsi que sous le binôme C. liberica on trouvera les formes C. liberica typiques, mais aussi celles classées par Chevalier sous les noms C. dewevrei ou C. excelsa. Nous considérons aussi C. zanguebariae comme

une espèce complexe, incluant C. pseudozanguebariae et C. sp. A définies par Bridson (1982). C. mufindiensis correspond également à une espèce complexe.

Les caféiers de la Nana proviennent d'une population sauvage, de Ndongué au nord-ouest de la RCA. Ils sont très typés et leur position systématique a été très discutée (Chevalier 1947 ; Borget et Drouillon 1954 ; Berthaud et Guillaumet 1978 ; Berthou et al., 1983). Nous classons maintenant cette forme dans l'espèce C. canephora.

Une exception à la position adoptée est constituée par l'espèce C. brevipes. A l'intérieur de cette espèce, deux formes coexistent, beaucoup trop différentes pour être réunies sous un seul nom. Nous avons donc conservé deux binômes : C. brevipes et C. staudtii. Nous y reviendrons en détail dans la troisième partie de notre travail.

Le regroupement des formes proches permet de mieux mettre en évidence les grands axes de différenciation existant au sein du genre Coffea. L'examen des relations précises qui régissent les rapports entre formes d'une même espèce est un sujet de recherche en soi, que nous aborderons partiellement au cours de l'exposé de notre travail.

2. Matériel en herbier

Le matériel a été observé dans différents herbiers européens et africains, principalement à Kew, Paris et Wageningen. Nous avons eu l'occasion de préciser la spécialisation géographique de ces principaux herbiers (Charrier et Berthaud 1984).

A partir de ce matériel, nous avons entrepris un inventaire qui se veut exhaustif à terme. L'informatisation de ce fichier devrait aboutir à l'obtention de cartes de répartition des différentes espèces de caféiers, établies par ordinateur et donc facilement modifiées et mises à jour.

Pour l'établissement de ce fichier nous avons rencontré un certain nombre de difficultés : les localisations des récoltes sont souvent imprécises, les déterminations peuvent être inexistantes ou soumises à caution.

Nous considérons ce travail d'une part comme une aide à la prospection, car il nous a permis de constituer en quelque sorte un "carnet d'adresses" des populations sylvestres. D'autre part, nous avons pu aussi à l'occasion de ce bilan nous rendre compte qu'il existe encore en herbier des formes qui ne correspondent à aucune espèce déterminée. Nous en avons déduit des zones privilégiées de diversification des espèces de caféiers et mieux défini les aires de répartition des espèces.

3. Matériel expérimental

Il provient pour partie des collections déjà existantes comme celle de l'I.R.C.C. à Divo pour C. canephora, mais l'essentiel du matériel utilisé résulte des diverses prospections effectuées récemment.

a. Matériel de prospection

Nous en donnons le détail dans le tableau 1-1. Ce matériel est installé en collection en Côte d'Ivoire sur les stations I.R.C.C. de Divô et O.R.S.T.O.M. de Man.

Les techniques de prospection et d'échantillonnage ont été décrites en détail dans une publication antérieure (Berthaud 1984). Les techniques utilisées pour le sauvetage du matériel et sa mise en collection ont aussi fait l'objet d'une description précise (Berthaud et al, 1980).

Cet ensemble de techniques s'appuie essentiellement sur la pratique du greffage. On peut obtenir ainsi en collection une représentation assez fidèle des populations sylvestres, c'est-à-dire des génotypes appartenant aux différentes classes de la population.

La plupart des prospections ont été faites en dehors de la Côte d'Ivoire. Leur rapidité limitait les possibilités de collecte d'informations complètes sur les populations et le matériel recueilli.

Nous avons profité de notre installation en Côte d'Ivoire pour prospector les populations sylvestres de caféiers de ce pays. Cette prospection ne s'est pas arrêtée à la collecte du matériel végétal. Nous avons choisi un certain nombre de populations pour lesquelles nous avons repéré tous les arbres et mené des observations sur leur démographie et les échanges génétiques intra et inter-populations.

Ces populations sont au nombre de trois :

- une population plurispécifique : celle de la forêt de l'Ira : elle est composée de représentants des espèces C. stenophylla, C. canephora, C. liberica, Psilanthus manni, P. ebracteolatus.
- une population au mont Tonkoui pour l'espèce C. liberica
- une population de C. humilis dans la forêt de Tiapleu.

b. Matériel en collection à l'I.R.C.C.

Actuellement il existe en collection à la station de l'I.R.C.C. de Divo plus de 500 génotypes, ou numéros, différents de C. canephora. Dans cette collection chaque génotype est représenté par quatre boutures.

Le matériel de ces collections provient des différentes introductions d'autres pays. Des formes Robusta ont été introduites plusieurs fois du Zaïre. Ce matériel provient aussi du repérage de certains arbres dans les plantations de Côte d'Ivoire. Les derniers génotypes implantés dans la collection sont des créations de la station de recherches : repérage dans les descendances, etc...

L'information sur l'appartenance du génotype considéré aux formes Kouilou ou Robusta est disponible dans le fichier général des collections : sur 413 génotypes, 127 sont repérés comme Kouilou, 241 comme Robusta et 45 comme Robusta Ebobo. Cette forme est considérée

par Portères (1959) comme la seule forme Robusta originaire de Côte d'Ivoire. Nous en discuterons dans d'autres paragraphes.

Nos analyses ont porté sur 80 génotypes environ, c'est-à-dire tous ceux qui ont été impliqués dans les différents essais de la station, pour des tests de productivité ou de productivité de leur descendance.

Kouilou et Robusta

D'un point de vue commercial, toute la production provenant de l'espèce C. canephora est classée Robusta. Les agronomes ont maintenu une distinction à l'intérieur de l'espèce : les Kouilou et les Robusta. Nous extrayons ces quelques lignes de Portères (1959) :

"Le "caféier Robusta" est une forme majeure (végétation, feuilles, fleurs, fruits, graines) dans ses dimensions, par rapport aux autres formes antérieurement connues de caféiers de l'espèce C. canephora et mises largement en culture sous les dénominations de "Kouilou", "Uganda", "Bukoba", etc... C'est surtout l'appellation Kouilou (Kwilou, Quillou, Conilon, etc...) qui a prévalu pour toutes les formes mineures (feuilles, fleurs, fruits, graines)".

La distinction est donc basée sur des caractères morphologiques.

La forme Robusta a une provenance géographique assez bien délimitée, de la partie centrale du Zaïre. En revanche on a rapporté aux formes vraies de Kouilou, de la région du fleuve Kouilou, des C. canephora des populations spontanées de Côte d'Ivoire et de Guinée, car ces caféiers avaient des caractéristiques plus proches des Kouilou que des Robusta. le groupe Kouilou est constitué d'origines géographiques variées.

Nous verrons au cours de l'exposé des résultats que chez C. canephora on peut distinguer deux grands groupes. Nous les avons appelés guinéen et congolais et ils ne se superposent qu'en partie aux

groupes précédents.

Quelle est l'origine des deux noms ? Robusta a d'abord été employé comme nom d'espèce par la maison horticole Linden, dans son catalogue de 1901. Chevalier en a fait une variété botanique : C. canephora Pierre var. Robusta (Linden) Chev.. Kouilou est le nom d'un fleuve côtier du Congo. La forme Kouilou a, elle aussi, existé comme nom d'espèce : C. kouilouensis De Wild.. Pierre l'a ensuite placée au rang de variété botanique : C. canephora Pierre var kouilouensis Pierre ex De Wild.. Chevalier l'a considérée comme la variété typica.

B. CREATION ET MULTIPLICATION DU MATERIEL

Dans les paragraphes suivants, nous voulons montrer comment il est possible de "manipuler" le matériel végétal pour arriver à la mise en place des collections et des essais, et à la création de nouveau matériel.

La création de matériel par la voie sexuée fait appel à la technique des croisements contrôlés que nous rappellerons brièvement. La nécessité d'homogénéité des essais nous a conduit à étudier une technique de conservation de graines en vue de semis groupés.

Les méthodes de multiplication végétative sont utilisées pour la mise en champ du matériel, provenant des populations sylvestres ou des croisements contrôlés. Nous insisterons sur la technique du greffage qui est particulièrement bien adaptée à la multiplication de nombreux génotypes, à quelques exemplaires. Cette technique est aussi, jusqu'à présent, la seule qui permet l'accélération du cycle des générations. Cette accélération est recherchée par deux voies : d'une part augmenter le plus possible la vitesse de croissance du greffon après la greffe, d'autre part prélever les greffons sur la plante donneuse, de plus en plus tôt dans la vie de celle-ci, la limite atteinte étant l'embryon lui-même.

Nous présenterons aussi la méthode qui a été employée pour l'obtention d'haploïdes de C. canephora et des diploïdes corres-

pondants. C'est un moyen pour nous de justifier l'efficacité des méthodes décrites auparavant et aussi d'évoquer la création d'un matériel qui sera ensuite utilisé dans l'étude des déterminismes des marqueurs génétiques.

1. Croisements contrôlés

La technique des croisements contrôlés est identique à celle préalablement décrite dans la littérature (Sybenga 1960, Capot 1964, Charrier 1972 et 1978), c'est-à-dire castration des fleurs hermaphrodites par ablation de la corolle et des anthères puis isolement, sous manchon de toile, des rameaux florifères la veille de l'anthèse et pollinisation le jour de l'anthèse ou le lendemain. La castration n'est pas une nécessité biologique puisque tous les caféiers utilisés sont autoincompatibles, mais une manière de faciliter la pollinisation : il est beaucoup plus aisé d'atteindre les stigmates.

Les styles non pollinisés sont réceptifs pendant plusieurs jours. La progression des tubes polliniques dans le style est terminée vingt-quatre heures après la pollinisation. Passé ce délai, on retire les manchons de toile et on supprime tous les stigmates. La pollinisation se fait avec du pollen extrait le jour de l'anthèse, ou conservé d'une floraison antérieure. Signalons qu'une méthode de conservation du pollen à basse température pendant plus d'un an a été mise au point au Kenya (Walyaro et Van der Vossen 1977).

2. Conservation des graines

Les graines de caféiers perdent leur pouvoir germinatif dans les deux mois qui suivent la récolte. Nous avons donc, à la station de Man, tenté de trouver des techniques permettant de conserver ce pouvoir germinatif beaucoup plus longtemps. D'après Couturon (1980) c'est le contrôle de l'humidité qui a le plus d'effet sur la durée de conservation du pouvoir germinatif, puisque des graines placées en humidité saturante, correspondant à des teneurs en eau de la graine de 40% environ, se conservent un an pour C. canephora

et plus de vingt mois pour C. arabica. Le maintien d'une température de 16 à 19°C, inférieure à la température ambiante (25 à 28°C), permet de prolonger la conservation de quelques mois supplémentaires. Une méthode identique a été simultanément mise au point au Kenya (Van der Vossen 1979).

3. Multiplication végétative et accélération du cycle des générations

Les techniques de bouturage sont reprises de celles utilisées pour la multiplication industrielle des clones sélectionnés, mais elles sont surtout utiles pour multiplier sur une grande échelle quelques clones particuliers. Dans les cas qui nous intéressent, il s'agit beaucoup plus de multiplier de nombreux génotypes, pour en obtenir quelques exemplaires, ou en accélérer croissance et développement ; le greffage est alors tout indiqué.

Les techniques s'inspirent beaucoup de celles déjà mises au point par Vianney-Liaud à Madagascar, et présentées par Charrier (1978). Il s'agit d'un greffage en fente latérale, le greffon ou l'ensemble porte-greffe/greffon étant maintenu dans une ambiance humide et bien éclairée, jusqu'à la soudure du greffon.

Par l'utilisation, comme porte-greffe, d'arbres déjà en place en champ depuis plusieurs années, il est possible d'accélérer de beaucoup le cycle des générations. En effet, les greffons obtenus de jeunes semis provenant des fécondations de janvier 1978, installés en saison des pluies, en août 1979, ont atteint un développement suffisant pour permettre plusieurs fécondations contrôlées par arbre en décembre 1980-janvier 1981. Des jeunes plants, provenant des mêmes graines n'ont été installés en champ qu'en mai-juin 1980 et ont atteint le développement suffisant pour supporter des fécondations contrôlées seulement en décembre 1982. Un cycle de graine à graine peut donc être raccourci de cinq ou quatre ans à trois ans. Une telle technique a été utilisée pour obtenir des "back-cross" à partir des hybrides "congusta" (C. canephora x C. congensis).

Une autre possibilité de raccourcissement du cycle des

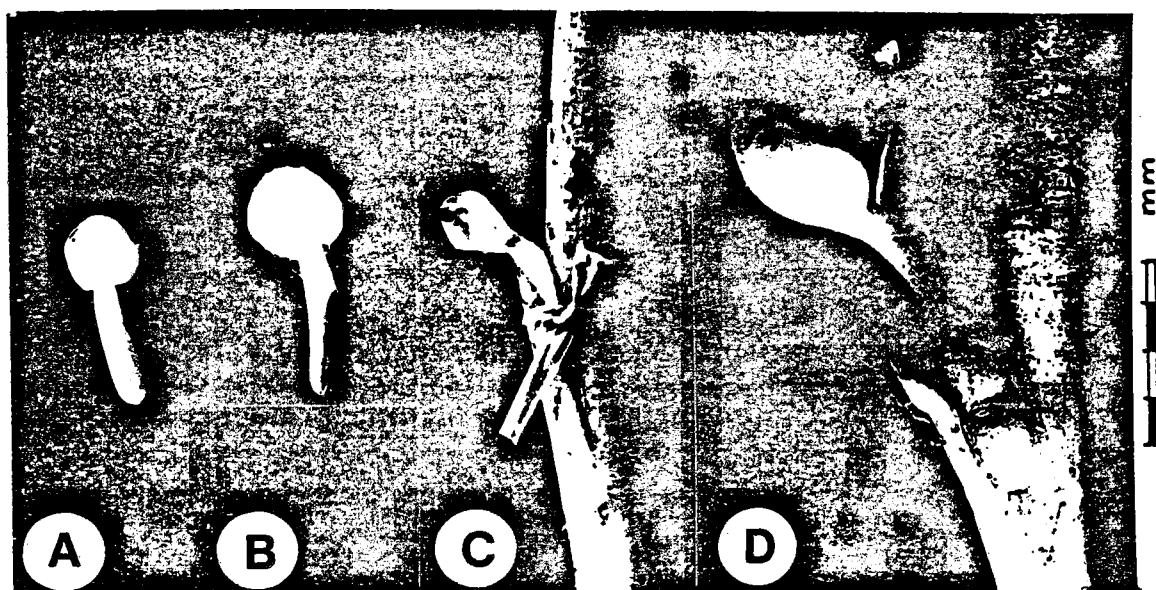


Fig. 1-1 : Greffage d'embryons :

- A. Embryon de caféier
- B. Ablation d'une partie de l'ensemble tigelle-radicule de l'embryon
- C. Incision en fente latérale et mise en place de l'embryon
- D. Embryon développé, trente jours après le greffage

Tableau 1-2 : Succession des opérations conduisant à l'obtention d'haploïdes et d'haploïdes doublés de C. canephora.

	opération technique	effectifs	échancier
1	Récolte de graines immatures	126 000	Septembre 1980
2	Recherche des embryons doubles dans les graines immatures	772	Septembre 1980
3	Greffage des embryons doubles sur jeunes plantules	623	Septembre 1980
4	Triage des embryons haploïdes (comptage du nombre chromosomique)	82	Février- 1981 Mars
5	Multiplication végétative par greffage des embryons haploïdes	82	Mai- 1981 Juin
6	Doublement du nombre de chromosomes des individus haploïdes par traitement des apex à la colchicine	50	Mai- 1981 Juin
7	Greffage des individus diploïdes sur souche <u>C. canephora</u> en champ	30	Septembre-1981 Octobre
8	Création d'hybrides entre individus homozygotes diploïdes par croisements		Décembre 1982 Janvier 1983

génération est d'utiliser un greffon correspondant à un bourgeon prélevé de plus en plus tôt dans la vie de la plante. Charrier (1978) présente le cas de greffage de jeunes plantules. Nous avons réussi (Couturon et Berthaud 1979) à greffer des embryons, prélevés dans des graines immatures (fig.1-1). Ce stade est atteint sept ou huit mois après la floraison chez C. arabica et C. canephora ce qui permet de réaliser la greffe d'embryon un an avant le stade où ont été prélevés les greffons utilisés dans la série de greffage décrite précédemment. Bien qu'il soit plus facile de greffer des embryons sur des jeunes plantules, le greffage sur des arbres, bien installés en champ, a pu être également réussi. Dans ce cas, le cycle des générations est abaissé à deux ans, de graine à graine. Toutefois les exigences en main-d'oeuvre de ces techniques limitent leur emploi sur une grande échelle. Nous présenterons une autre utilisation du greffage d'embryon dans le paragraphe suivant.

4. Obtention d'haploïdes et des diploïdes correspondants

L'obtention des haploïdes et des haploïdes doublés (HD) a déjà fait l'objet de deux publications (Couturon 1982, Couturon et Berthaud 1982). Si nous nous permettons d'y revenir, c'est qu'il s'agit de la première méthode relativement simple et sûre. Nous rappellerons donc simplement l'enchaînement des opérations qui conduisent à l'obtention de ce matériel. Ce sont ces différentes étapes et leur échancier qui sont décrites dans le tableau 1-2. Nous soulignerons les points suivants :

- la recherche des embryons haploïdes se fait dans les graines polyembryonnées, technique qui avait déjà été utilisée chez les C. canephora mais sans succès (Dublin et Parvais 1975b).

- les embryons proviennent de graines immatures, ce qui facilite beaucoup leur extraction. Dans ces conditions, il est très facile de sélectionner les graines qui contiennent deux embryons, souvent de tailles différentes, et de ne greffer que le plus petit. Ces embryons, de vigueur très faible, arrivent à se développer grâce au greffage.

- la fréquence des polyembryons dépend du génotype de la plante-mère testée, la fréquence des haploïdes parmi les polyembryons également. Le succès de notre méthode dépend donc, pour partie, des génotypes testés.

- pour évaluer l'efficacité des techniques de greffage dans l'accélération du cycle des générations nous rappellerons qu'à la fin de 1983, trois ans après le début de cette recherche ont été semées les graines provenant des premiers croisements entre haploïdes doublés. Un cycle habituel de graine à graine, sans "manipulation" est souvent plus long.

L'obtention d'haploïdes présente un intérêt indéniable comme technique permettant l'approfondissement des connaissances génétiques sur C. canephora. Dans notre travail, à partir de ce nouveau matériel nous avons pu confirmer le déterminisme génétique de plusieurs enzymes, mis en évidence chez les plantes diploïdes de départ. Il devrait être utilisé prochainement pour étudier le système d'incompatibilité et le fonctionnement des allèles S aux niveaux haploïde et diploïde "homozygote".

Chapitre II

MISE AU POINT DES METHODES D'ETUDE DE LA DIVERSITE GENETIQUE

A. DIVERSITE GENETIQUE MESUREE PAR LES MARQUEURS ENZYMATIQUES

Il est devenu banal d'utiliser le polymorphisme enzymatique pour mesurer la diversité génétique d'une population ou d'une espèce. Une faible précision est obtenue si on se borne à comparer des zymogrammes (phénotypes). Au contraire la comparaison des génotypes est bien plus précise et puissante. Ceux-ci sont déduits des zymogrammes après une étape préalable de recherche du nombre de locus et d'allèles pour chaque système enzymatique. C'est cette dernière formule que nous avons choisie. Nous nous sommes limités à l'analyse des enzymes pour lesquels la technique d'électrophorèse avait déjà été mise au point et utilisée par Berthou et al, (1977,1980).

Nous rappellerons tout d'abord cette technique, avec les quelques modifications que nous avons apportées. Nous décrirons ensuite les résultats de l'analyse des différents déterminismes génétiques. Nous rappellerons aussi les méthodes disponibles pour passer de l'observation de ces marqueurs enzymatiques à des descriptions plus globales du polymorphisme des populations.

1. Technique d'électrophorèse

Cette technique a été décrite en détail par Trouslot et Berthou (1979). Rappelons que, pour les caféiers, cette technique a été mise au point en Côte d'Ivoire à partir de "recettes" classiques, mais les difficultés à surmonter pour l'adapter à cette plante étaient

nombreuses.

a. Choix du tissu

Ce sont les jeunes feuilles, au stade où elles sont encore accolées ou en cours de décollement, qui ont été retenues. Cela correspond à des feuilles d'environ trois à six centimètres de longueur.

Ce tissu a été choisi car il est possible de trouver ce même stade physiologique chez des plantes dont les âges sont très différents : jeunes semenceaux de quelques mois, arbres adultes en collection depuis de nombreuses années, rejets sur du bois provenant d'arbres collectés au cours des missions de prospection.

D'autres auteurs ont utilisé des tissus différents. Avec l'endosperme (Medina Filho c.p.) les résultats sont plus lisibles du point de vue des révélations mais l'analyse génétique est beaucoup plus compliquée car ce tissu est triploïde. Quant au pollen, il a été utilisé pour ce type d'analyse chez d'autres plantes, comme le palmier à huile. Chez les caféiers, il est produit en bien trop faible quantité, seulement quelques jours dans l'année par les seuls arbres adultes pour qu'il puisse être proposé comme matériel de base des analyses.

b. Extraction

Le tampon d'extraction utilisé (cf. annexe A1) et l'addition de polyvinylpyrrolidone (PVP) au moment du broyage (Berthou et al, 1977) permettent d'éviter l'action des polyphénol-oxydases au cours de l'extraction et d'obtenir ainsi des extraits bruts qui peuvent être conservés plusieurs heures à température ambiante avant migration. Après congélation, ces extraits peuvent encore être utilisés pour analyser les MDH. L'activité des autres enzymes est très affaiblie par la congélation.

c. Migrations

Les migrations se font sur gel d'amidon hydrolysé, à 14%.

les tampons utilisés sont le Tris-Maléate (TM) et l'Histidine-Citrate (HIST) (cf. composition des tampons en annexe A1). Le voltage aux extrémités du gel est d'environ 120 Volts pour les gels HIST, 140-170 Volts pour les gels TM. L'ampérage est de 15 à 20 mA par plaque.

Les migrations se font au réfrigérateur entre 0° et 4°C, pendant quatorze heures environ.

Les bacs dans lesquels sont coulés les gels mesurent 23x8x0,6cm. Les papiers (Whatmann N°3) imbibés d'extraits sont placés à 5,5 cm de l'extrémité cathodique. Tout au moins pour les MDH, en combinant cette méthode de migration et la congélation des extraits, des analyses simultanées d'un grand nombre de plantes sont possibles. Cette méthode permet aussi deux répétitions. Pour un même extrait, les deux migrations ne sont jamais identiques, on obtient ainsi un supplément d'information.

d. Révélation

Les méthodes de révélation utilisées sont les méthodes habituelles qui se trouvent dans la littérature. A partir d'un gel, il est possible de révéler trois enzymes par tranchage de celui-ci en trois épaisseurs. Les enzymes retenus sont au nombre de sept. Ce sont ceux qui offrent une activité et une stabilité suffisantes pour l'organe et le stade retenu.

La liste des enzymes révélés est la suivante :

ESTA, ESTB	: estérases α et β
PGD	: 6-phosphogluconate-déshydrogénases
ICD	: isocitrate-déshydrogénases
PGM	: phosphogluco-mutases
PGI	: phosphogluco-isomérases
MDH	: malate-déshydrogénases
PAC	: phosphatases acides.

f. Enregistrement des résultats

Les zones de variation, correspondant dans la plupart des cas aux produits de locus différents, sont notées dans leur ordre de migration dans le gel. La zone proximale porte le numéro le plus faible, la zone distale le plus fort. Ainsi pour la partie anodique des phosphatases acides, on a localisé trois zones de variation qui sont notées successivement PAC1, PAC2, PAC3.

A chaque phénotype différent observé est attribué un numéro. L'enregistrement des données dans le fichier d'analyse se fait avec ce numéro quand l'interprétation du déterminisme est incomplète. Ces numéros ne sont pas toujours dans un ordre logique. Bien souvent, ils ont été donnés au fur et à mesure de la découverte des phénotypes dans les analyses successives.

Certains zymogrammes (Z.) sont notés par une lettre. C'est le cas pour certains Z. rares trouvés dans l'analyse des PGD où il n'a pas été possible de repérer les zones de variation PGD1 et PGD2 (fig. A1 à A13).

Quand le déterminisme génétique est suffisamment connu, l'enregistrement des données se fait allèle par allèle. Les allèles sont codés par lettre avec saut d'une lettre entre chacun d'eux pour les plus courants. Ceci permet de conserver la possibilité de coder de nouveaux allèles. Par exemple, pour les PGI on a trouvé trois allèles chez C. canephora codés D, F, H. Par la suite, des allèles à migration intermédiaire ont pu être repérés, ils ont donc été codés E (migration entre D et F), et G (migration entre F et H, trouvé chez C. liberica). Les allèles sont classés par ordre alphabétique selon leur vitesse de migration. Les moins rapides portent les premières lettres de l'alphabet. Dans le cas d'allèles très particuliers ils ont reçu un code lettre avec des lettres prises dans les dernières de l'alphabet.

Ces données sont recueillies dans un fichier de base où un individu est décrit par son génotype ou son Z. selon les enzymes considérés.

2. Analyse des déterminismes génétiques

a. Démarche

A partir de l'observation des zymogrammes tels qu'ils sont présentés dans les figures de l'annexe 1, l'analyse génétique consiste à repérer des zones de variation et voir combien de locus sont impliqués dans leur expression. Pour cela, nous avons choisi des combinaisons particulières de génotypes correspondant à des situations précises, d'après nos hypothèses, c'est-à-dire des combinaisons homozygote par homozygote, hétérozygote par hétérozygote, etc... et nous avons observé les descendances. En complément à l'utilisation des croisements contrôlés, nous avons analysé les haploïdes doublés provenant de différents génotypes connus. Pour cette étude, nous nous sommes appuyés sur l'hypothèse que les descendants haploïdes doublés ne peuvent présenter que des génotypes homozygotes.

Nous avons manipulé de petits effectifs ce qui fait que les tests d'hypothèse sont peu puissants. Nous avons alors considéré l'hypothèse comme vérifiée quand on observait dans la descendance les génotypes attendus et rien que ceux-là, même si les fréquences s'écartaient de celles attendues d'après les hypothèses proposées.

L'ensemble des situations testées sur le matériel haploïde doublé est récapitulé dans le tableau 1-3. Les tests basés sur les descendances de croisements contrôlés sont présentés dans l'annexe 1.

L'ensemble des caractéristiques des enzymes retenus pour l'analyse du polymorphisme des populations de caféiers apparaît dans le tableau 1-4.

b. Déterminismes génétiques et structure des enzymes

Nous évoquerons les principaux problèmes rencontrés lors de l'analyse génétique et les particularités observées pour les enzymes des caféiers.

Tableau 1-3 : Disjonctions observées parmi les descendants haploïdes doublés pour les différents locus analysés. () : effectif du génotype considéré, dans la descendance.

locus	génotype parental	génotypes des haploïdes doublés		N
ESTB	GG	GG(31)	-	31
ESTA3	EE	EE(19)	-	19
	FF	-	FF(5)	5
	EF	EE(7)	FF(1)	8
PGD1	RR	-	RR(5)	5
	PR	PP(15)	RR(9)	24
PGD2	EE	EE(37)	-	37
PGI1	FF	-	FF(4)	4
	"FF"	XX(3)	FF(2)	5
	DF	DD(9)	FF(14)	23
ICD	FF	-	FF(22)	22
	DF	DD(3)	FF(1)	4
	FH	HH(3)	FF(2)	5
PGM2	HH	-	HH(20)	20
	FH	FF(6)	HH(5)	11
PAC2	HH	-	HH(15)	15
	EH	EE(8)	HH(3)	11
	FH	FF(8)	HH(3)	11

PGI

Dans la zone de variation PGI1, on trouve toujours au moins trois bandes. De tels zymogrammes ont été interprétés chez d'autres plantes, le Riz par exemple (Second et Trouslot 1980) comme provenant de deux locus, le produit de l'interaction entre les deux locus fournissant la bande intermédiaire. Chez les caféiers, les trois bandes du Z. présentent un écartement constant et c'est l'ensemble des trois bandes qui migre à des niveaux différents selon les individus. On a bien montré (par les croisements contrôlés et les HD) que ces Z. à trois bandes correspondaient à des structures homozygotes, mais cette analyse ne nous renseignait pas sur le nombre de locus en présence. En revanche, on a montré qu'à partir des structures à cinq bandes (génotype DF proposé) on ne trouve chez les descendants HD, donc homozygotes, que deux génotypes, DD et FF, chacun présentant trois bandes (tableau 1-3 et fig. A-11). Il n'y a donc qu'un seul locus actif dans cette zone de variation. On considère alors la présence de trois bandes comme l'expression de modifications post-transcriptionnelles, situation déjà évoquée par Noltmann (1975) pour les PGI de Lapin. Ayant pu observer des Z. à sept bandes, donc présentant une bande de plus que les deux génotypes homozygotes correspondants, et en position intermédiaire, nous considérons PGI1 comme un enzyme dimère.

PGD

Le problème que posait l'analyse du déterminisme génétique de ces isozymes était la délimitation des zones de variation. En fait il est apparu que les zones de variation se chevauchaient et que la première, PGD1, était incluse dans la seconde, PGD2 (fig. A-8 à 10). Il n'y a pas d'interaction entre les deux locus. La présence de trois bandes chez les hétérozygotes s'explique par une structure dimère des deux enzymes.

EST

D'après l'analyse génétique tous les locus produisent des enzymes monomères.

Au cours de l'analyse des différents zymogrammes, nous avons constaté des variations dans les niveaux de migration des bandes

correspondant aux estérases β . Le témoin de référence était toujours le même clone de C. canephora dont les feuilles étaient récoltées juste avant le broyage. En revanche, lors du broyage, les feuilles des différents arbres soumis à l'analyse étaient récoltées depuis au moins vingt-quatre heures. Les analyses ne pouvant être faites en un seul jour, ce délai était quelquefois porté à plus de soixante-douze heures. En expérimentant avec le clone témoin, nous avons constaté que, lorsque un délai de soixante-douze heures séparait la récolte du broyage, les bandes correspondant aux zones ESTA1, ESTA2 et ESTA3 migraient aux mêmes niveaux que celles du témoin alors que les bandes ESTB migraient moins loin.

Cette instabilité de migration des bandes ESTB conduit parfois à observer des zymogrammes d'haploïdes doublés avec deux bandes dans cette zone. On doit donc écarter, lors de l'interprétation de ces zymogrammes, l'hypothèse de la présence d'une structure hétérozygote chez ce type de plante.

ICD

Pour cet enzyme, le déterminisme génétique a été facilement mis en évidence. La présence de bandes intermédiaires indique que la structure de cet enzyme est au moins dimérique.

PGM

Seule la zone de variation PGM2 a été étudiée. L'analyse de la zone PGM1 nécessitait une sur-révélation qui masquait les variations au niveau PGM2. Pour PGM2, on n'a jamais observé de bandes hybrides chez les génotypes hétérozygotes. L'enzyme est alors considéré comme monomère.

PAC

Ce système enzymatique présente de nombreuses zones de variation mais les zones PAC1 et PAC3 sont de lecture difficile.

Pour la zone PACN nous n'avons rencontré aucune variabilité dans toute l'espèce C. canephora et très peu chez les autres espèces. L'étude du déterminisme génétique passerait par l'analyse

d'hybrides interspécifiques.

Nous avons choisi d'étudier le déterminisme de la zone PAC2. Cet enzyme se comporte globalement comme un enzyme dimère, avec une bande intermédiaire présente chez les génotypes hétérozygotes.

MDH

Beaucoup d'ambiguïtés sont encore à lever avant de connaître les déterminismes génétiques en cause pour ce système enzymatique.

Nous pensons que deux locus au moins sont en jeu, mais peut-être plus. La méthode proposée par Goodman et al (1980) d'extraction avec l'acide ascorbique, à pH acide, permettant d'inactiver les locus non-mitochondriaux et donc une simplification des zymogrammes, n'a pas encore été testée chez les caféiers.

La répartition particulière de la variabilité : 80% des individus présentant un zymogramme "standard" chez C. canephora, 92% chez C. liberica, ne nous a pas permis d'utiliser des croisements contrôlés déjà existants pour tester les hypothèses génétiques.

La seule situation bien analysée est celle de la bande qui apparaît dans les Z. notés Z4, 5, 7, 8, 9, 10 juste au dessus de celles de Z1. Pour cette bande, on distingue non seulement les états présence-absence mais aussi, grâce à l'intensité de la bande, les homozygotes des hétérozygotes. Toutefois, il ne nous a pas été possible, avec les seuls croisements analysés, de préciser si cette bande appartenait à la zone de variation MDH1 ou MDH2.

Pour les analyses du polymorphisme des populations, quand les locus MDH ont été inclus, nous avons admis les hypothèses suivantes :

- il existe deux locus MDH1 et MDH2, les zones de variation correspondantes pouvant se superposer.

Tableau 1-4 : Récapitulation des caractéristiques des différentes enzymes disponibles pour une étude du polymorphisme enzymatique des caféiers.

	classe de l'enzyme	zone de variations	locus analysés	structure de l'enzyme	allèles (ou zymogrammes) pour :	
					<u>C.canephora</u>	<u>C.liberica</u>
Estérasés EST	Hydrolase	ESTB	ESTB	Monomère	B,C,D,F,G	B,C,D,E,F,G,H,I
		ESTA1	-			
		ESTA2 ESTA3	ESTA2 ESTA3	Monomère Monomère	Ø,B,C E,F	B,C Ø,F,G,H
6 Phosphogluconate deshydrogénases PGD	Deshydrogénase	PGD1	PGD1	Dimère	Ø,P,R	P,R
		PGD2	PGD2	Dimère sans interac- tion interlocus	B,E,J	B,C,E,F,H
Phosphogluco- isomérases PGI	Isomérase	PGI1 PGI2	PGI1	Dimère modifications post-transcript.	B,D,E,F,H	F,G,H,I,J,K
Isocitrate deshydrogénases	Deshydrogénase	ICD	ICD	Dimère	D,F,H	D,F,G?,H
Phosphogluco- mutases	Transférase	PGM1 PGM2	PGM2	Monomère	Ø,F,H	C,D,E,F,G?
Phosphatases acides PAC	Hydrolase	PACN PAC1 PAC2 PAC3	PACN PAC2	Monomère ? { Dimère sans interaction interlocus	(Z2) B,E,F,H	(Z1,2,4) { (Z51,52, 53,56, 57)
Malate- deshydrogénases MDH	Deshydrogénase	MDH1 MDH2	MDH1 ? MDH2 ?	Dimère ? Dimère ? interaction interlocus ?	(U,W) ? (Ø,D,F,G,H,I,J) ? ou (Z1, 2 à 15)	{ (Z32 et Z43,44,46, 47,48,49, 50,51)

• pour le locus MDH1, les génotypes homozygotes ne présentent qu'une seule bande tandis que pour le locus MDH2, c'est au moins trois bandes qui sont révélées (modèle PGI ?) même pour les génotypes homozygotes.

A partir du matériel qui a été criblé, il est possible de proposer un certain nombre de croisements contrôlés. Des analyses ultérieures devraient permettre de clarifier les déterminismes en jeu.

Le tableau 1-4 présente le bilan des connaissances acquises sur les déterminismes génétiques des différents enzymes analysés et également sur la diversité allélique maintenant connue à ces différents locus. L'analyse de la diversité des populations sera présentée dans la deuxième partie. On voit, par ce tableau, que la technique d'électrophorèse nous permet de disposer de marqueurs intéressants et nombreux, pour l'analyse des populations.

3. Méthodes d'analyse des résultats

Les marqueurs enzymatiques sont destinés à fournir une évaluation du polymorphisme des populations de caféiers. Nous avons vu que pour la plupart des enzymes nous connaissions le déterminisme des marqueurs. Le polymorphisme des populations sera donc décrit au niveau allélique. Rappelons ici quels sont les "outils" utilisés et quels problèmes se posent pour l'échantillonnage du matériel soumis à de telles analyses.

a. Outils de l'analyse

• Paramètres génétiques de base

NTA : nombre total d'allèles

Les analyses du polymorphisme portent sur sept enzymes, comme déjà précisé. Toutefois, le déterminisme génétique des MDH est insuffisamment connu pour faire intervenir ces locus dans les calculs des différents paramètres du polymorphisme. On utilisera donc

seulement les neuf locus suivants :

ESTB	PGD1	PGM2
ESTA2	PGD2	PGI1
ESTA3	ICD	PAC2

NMA : nombre moyen d'allèles par locus

C'est le nombre total d'allèles trouvé dans une population divisé par le nombre de locus considérés : $NMA = NTA / 9$.

NLP : nombre de locus polymorphes

Pour considérer un locus comme polymorphe, il suffit qu'il existe au moins deux allèles à ce locus dans la population concernée. Toutefois, on peut se fixer une valeur de fréquence allélique minimale de 1% ou de 5%. Ces trois niveaux de polymorphisme ont été pris en compte dans nos calculs. Le faible effectif de certaines populations fait que ces trois valeurs sont très semblables : dans une population de dix plantes, un allèle trouvé chez une seule plante, à l'état hétérozygote, a une fréquence dans cette population de 0,05. Ce locus est alors considéré comme polymorphe dans nos calculs quelque soit le niveau de polymorphisme choisi.

PCP : pourcentage de locus polymorphes

Il est directement déduit du nombre de locus polymorphes.

$$PCP = NLP / 9$$

Dans le tableau 2-9 les valeurs présentées seront celles qui correspondent au polymorphisme calculé avec le critère 0,05.

NMAP : nombre moyen d'allèles par locus polymorphes

Pour ce calcul, nous avons retenu, comme locus polymorphe, tout locus présentant deux allèles, ou plus, dans la population. Ce paramètre apporte un complément d'information sur la répartition du polymorphisme enzymatique dans une population.

FA : fréquences alléliques

Ces données, calculées pour chaque population, sont les données de base, à partir desquelles sont établies les différents estimateurs de la diversité génétique présentés dans les paragraphes suivants.

● Estimation de l'hétérozygotie

HO : taux d'hétérozygotie observée

Il s'agit de la fréquence des hétérozygotes (moyenne des fréquences des hétérozygotes par locus) établie à partir du décompte des hétérozygotes dans la population.

HE : taux d'hétérozygotie estimée ou diversité génétique (Nei)

Dans ce cas la fréquence des hétérozygotes est déduite de la valeur probable d'apparition des homozygotes. Dans une population panmictique, pour un locus avec i allèles de fréquence x_i , la fréquence estimée des homozygotes est $\sum x_i^2$, la fréquence des hétérozygotes : $1 - \sum x_i^2$. Pour plusieurs locus, on prend la moyenne sur les r locus considérés. Toutefois, pour obtenir une estimation non biaisée dans le cas de petits effectifs, il faut tenir compte que l'espérance de $\sum x_i^2$ n'est pas $\sum p_i^2$ mais $\sum p_i^2 + (1 - \sum p_i^2) / 2n$, n étant le nombre d'individus dans la population, et p_i la fréquence vraie de l'allèle i dans la population.

HO/HE :

Le rapport entre les deux paramètres précédents permet de se faire une idée des écarts à la panmixie que l'on peut observer dans les différentes populations, c'est-à-dire les écarts entre les fréquences observées des génotypes à chaque locus et les fréquences calculées. Un rapport inférieur à 1 traduit l'absence de certaines combinaisons hétérozygotes qui peut se comprendre par une structuration de la population en groupes, avec une limitation aux échanges entre ces groupes.

- Mesures de distances

A partir des mêmes données de base que sont les fréquences alléliques par population, différents auteurs ont proposé des méthodes de calcul de distances permettant une représentation synthétique des informations recueillies sur les populations. Deux approches différentes ont été envisagées. D'une part on peut mesurer la distance "topologique" entre populations dans un espace à NTA dimensions, NTA étant le nombre total d'allèles déjà défini. Les distances de Cavalli-Sforza (1971) se classent dans ce groupe. D'autre part on peut définir des distances "probabilistes", c'est-à-dire fondées sur les probabilités de trouver les mêmes allèles dans deux populations différentes. Dans ce groupe se classent les distances de Nei (1972, 1978). La distance non biaisée de Nei (1978) tient compte des problèmes d'estimation de l'hétérozygotie dans les populations de petits effectifs. Nous avons utilisé ces deux types de distances.

- Apport des analyses multivariées

D'autres techniques peuvent être employées pour décrire la diversité entre populations ou entre arbres.

Nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances (AFC). Dans ce cas, ce sont les individus que nous comparons entre eux et non plus les populations. Les données du fichier individu par individu sont alors les états : 0, 1, 2 des variables représentant chacune un allèle différent.

- 0 : absence de l'allèle dans l'individu considéré
- 1 : présence de l'allèle à l'état hétérozygote
- 2 : présence de l'allèle à l'état homozygote.

Chaque individu est à définir dans un espace à NTA dimensions. Cette méthode est basée sur la comparaison des profils des individus deux à deux. Il est à souligner que la pondération utilisée, l'inverse des fréquences d'apparition des caractères, exacerbe l'importance de la part des génotypes rares dans la description de la diversité.

b. Fichiers et programmes

Nous avons déjà expliqué notre manière de décrire les différents zymogrammes d'un individu. Ces descriptions sont réunies dans un fichier que nous nommerons "archive". Il contient l'ensemble des informations provenant des analyses.

L'exploitation de ce fichier est conçue de la manière suivante. A partir des données du fichier de base, on transforme les notations de phénotypes en génotypes, locus par locus. On obtient ainsi un fichier "génotype". A la suite de ce fichier "génotype" sont créés les fichiers utilisables par le programme BIOSYS (Swofford et Selander 1981) : "bio", et par les programmes ADDAD : "afc", pour l'analyse factorielle des correspondances.

Pour le programme BIOSYS, les différents allèles d'un même locus doivent être notés par les premières lettres de l'alphabet ; si un locus comporte quatre allèles, ils devront être notés : A, B, C, D. Le fichier "bio" reprend donc la même présentation que le fichier "génotype", mais avec un nouvel étiquetage des allèles. A partir de ce nouveau fichier, ce programme permet de calculer les différents paramètres évoqués et les diverses distances possibles. Ce programme peut aussi fournir un dendrogramme classant les différentes populations analysées à partir des matrices de distances interpopulations choisies. Il a été installé au C.I.R.C.E. par E. Nguyen Van.

Le fichier "afc" pour l'analyse factorielle des correspondances (bibliothèque ADDAD) contient de nouvelles variables qui sont tous les allèles reconnus, les valeurs prises par ces variables étant 0, 1, 2 selon l'état de l'individu au locus considéré. La création de ce nouveau fichier est réalisée par un programme SPSS.

c. Problèmes d'échantillonnage

L'estimation du polymorphisme des populations pose le problème de l'échantillonnage des individus des populations à deux niveaux :

Tableau 1-5 : Effectif de l'échantillon de gamètes nécessaires pour avoir une probabilité P d'obtenir au moins un allèle i , de fréquence allélique p_i dans la population.

P	p_i								
	0,01	0,05	0,10	0,20	0,30	0,40	0,50	0,90	0,99
P = 0,95	298	58,4	28,4	13,4	8,4	5,9	4,3	1,3	0,7
P = 0,99	458	89,4	43,7	20,6	12,9	9,0	6,6	2,0	1,0

- la population sylvestre repérée est un échantillon de l'espèce en général.

- l'analyse ne porte que sur les arbres en collection qui sont un échantillon de la population sylvestre correspondante.

Les populations de caféiers ayant de petits effectifs c'est souvent tous les représentants ou presque d'une population qui ont été transférés de la population sylvestre dans la collection. L'effet de cet échantillonnage sur l'estimation de la diversité sera donc limité. En revanche le faible effectif des populations ne leur permet pas de contenir toute la diversité de l'espèce. Les allèles rares auront peu de chances d'être observés.

Nous avons calculé et présenté dans le tableau 1-5 l'effectif de l'échantillon, ou nombre de gamètes $2n$, nécessaire pour avoir une probabilité P de 0,95 ou 0,99 d'obtenir au moins un allèle i , cet allèle ayant une fréquence p_i dans l'espèce ou la population. Cet effectif est calculé à partir de la formule :

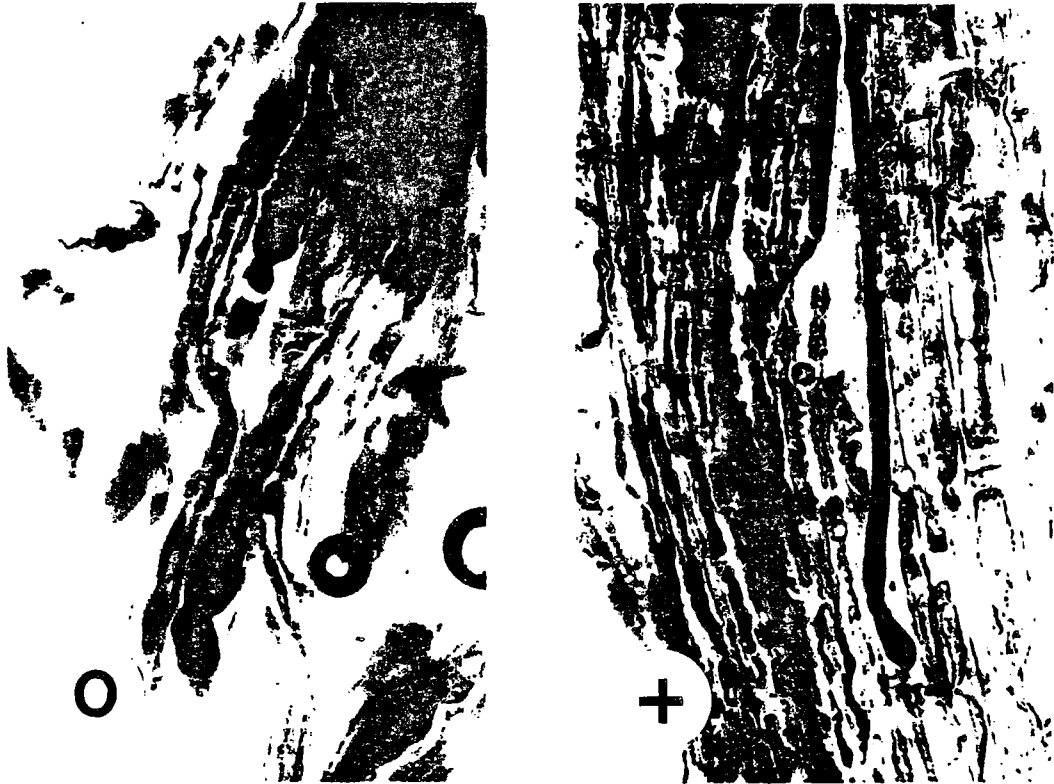
$$P = 1 - (1 - p_i)^{2n}$$

La probabilité que dans un tirage l'allèle i soit absent est $1 - p_i$, après $2n$ tirages cette probabilité est $(1 - p_i)^{2n}$. La probabilité d'obtenir l'allèle i après $2n$ tirages est le complément à 1 de la probabilité précédente. Des calculs plus élaborés prenant en compte la structure de la population ont été présentés par Gregorius (1980).

On voit donc que l'absence de certains allèles peut être due à la taille de l'échantillon de la population. Nous devons tenir compte de ce problème d'échantillonnage lors de l'étude de la répartition géographique des différents allèles dans les populations.

B. DIVERSITE GENETIQUE ESTIMEE PAR LES ALLELES D'INCOMPATIBILITE

Dans la mesure où l'incompatibilité des caféiers est,



Coloration au Bleu Coton

Fig. 1-2 : Détermination de la réaction de compatibilité :

○ : Tubes polliniques à la base du stigmate dans une pollinisation incompatible

+ : Tubes polliniques à la base du style dans une combinaison compatible

comme on l'a déjà envisagé, gamétophytique avec un seul locus et une série d'allèles S, ce qui nous intéresse essentiellement, c'est le polymorphisme allélique des diverses populations et espèces. Mais les expériences réellement déterminantes pour affirmer la nature de l'incompatibilité étaient inexistantes. Nous avons donc dû, tout d'abord, vérifier la nature du déterminisme génétique, ce qui a été fait chez C. canephora, après la mise au point d'une méthode de test des réactions de compatibilité. Après le rappel de ces résultats, nous présenterons la méthode adoptée pour estimer le nombre d'allèles S présents dans une population donnée.

1. Méthode de test de l'incompatibilité

Les différents auteurs qui ont travaillé sur l'incompatibilité chez les Coffea ont utilisé la technique des fécondations et autofécondations contrôlées par isolement de rameaux florifères sous manchon et comptage de la production de fruits : Mendes (1949), Medina et al, (1959), Devreux et al, (1959), Dublin (1957 et 1960), Conagin et al, (1961), Charrier (1972 et 1978). C'est une méthode exigeante en main d'oeuvre pendant une période où de nombreuses autres fécondations contrôlées sont à réaliser pour les divers programmes d'étude.

Devreux et al, (1959) ont aussi étudié l'autoincompatibilité chez C. canephora en observant la croissance des tubes polliniques dans les styles récoltés sur les arbres après fécondation contrôlée. Ils ont montré que, dans le cas d'autofécondation, les tubes éclatent à leur entrée dans le style. Tous les auteurs déjà cités ont proposé, sans le démontrer, un système d'incompatibilité qui fonctionnerait selon un déterminisme génétique gamétophytique avec une série d'allèles S.

Nous avons donc tenté de mettre au point une méthode rapide de test des combinaisons pollen-style: compatible-incompatible. Pour cela nous avons choisi d'observer le comportement des tubes polliniques dans le style.

Nous testons de nombreuses combinaisons en apportant le

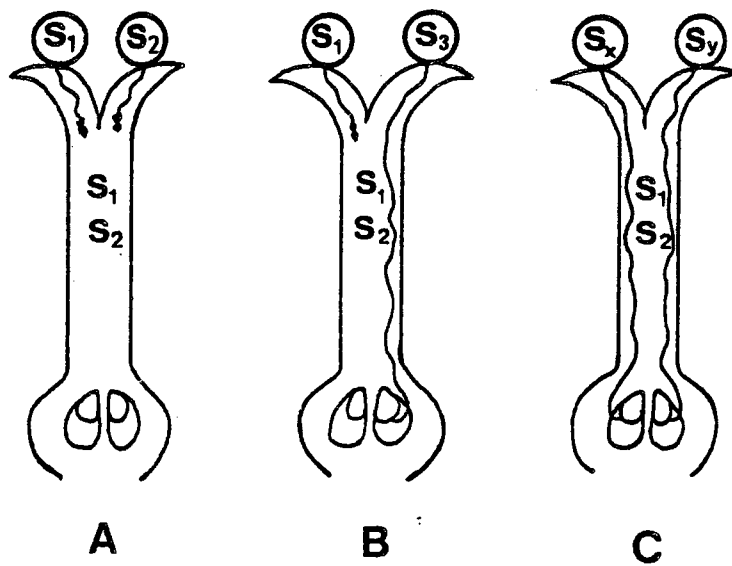


Fig. 1-3 : Croissance des tubes polliniques selon le type de combinaison, avec un système d'incompatibilité gamétophytique :

- A. Combinaison incompatible
- B. Combinaison semi-compatible
- C. Combinaison compatible

pollen, extrait le jour de l'anthèse, sur les stigmates de fleurs (gynécée) maintenues en survie. Ces fleurs sont déjà placées dans des boîtes hermétiquement closes, saturées en humidité grâce à une épaisseur de mousse plastique, imbibée d'eau, qui sert également de support. Dans chaque boîte, de douze à vingt-quatre séries différentes de fleurs peuvent être pollinisées par un même pollen. Selon les conditions ambiantes, la survie des fleurs est de trois jours à une semaine. Vingt-quatre heures après la pollinisation, les styles sont placés dans du lactophénol. Ils peuvent également être congelés en attendant d'être fixés.

La détermination de la réaction de compatibilité de la combinaison se fait par l'observation des tubes polliniques.

Dans le cas d'une combinaison pollen-style compatible, on trouve des tubes polliniques tout le long du style jusqu'à la base de celui-ci. Dans le cas d'une combinaison incompatible, les tubes polliniques ne dépassent jamais la base de stigmates, ils se boursoufflent à leur extrémité, certains pouvant même "éclater". Les formes observées que l'on pourrait appeler figures d'incompatibilité sont caractéristiques et correspondent à celles rapportées par Devreux et al (1959).

Les colorations utilisées sont les mêmes que pour les filaments mycéliens : Bleu Coton ou Bleu d'aniline.

Après passage dans le lactophénol, les styles sont fendus en deux, chauffés dans une goutte de Bleu Coton, écrasés entre lame et lamelle et observés au microscope avec un éclairage standard. Cette coloration peut être pratiquée dès la récolte des styles, à condition de chauffer les styles dans une goutte de lactophénol, jusqu'à ébullition, avant coloration.

L'autre technique de coloration est celle décrite par Martin (1959), et maintenant largement répandue. Elle exige un trempage dans une solution de soude saturée, pendant vingt-quatre heures, avant la coloration, qui se fait dans une solution de Bleu d'aniline

Tableau 1-6 : Déterminations des combinaisons compatibles entre descendants du croisement 181 x 77 testées en champ et comparaison avec les résultats des "tests sur style".

combinaison testée	nombre fleurs	nb.fruits noués	nombre graines	G/F1 %	type combinaison	compatibilité en champ	compatibilité sur style
L18A18 x LOA3	180	3	2	1	A x A	0	0
L18A18 x LOA4	160	5	5	3	A x A	0	0
L18A18 x LOA6	220	3	5	2	A x A	0	0
L18A18 x LOA8	240	3	0	0	A x A	0	0
L18A18 x LOA12	200	5	4	2	A x A	0	0
L18A18 x L22A18	220	65	76	35	A x B	+	+
L18A18 x LOA2	260	104	119	46	A x C	+	+
L18A18 x LOA14	210	0	0	0	A x C	0	+(1)
L18A18 x LOA13	210	7	0	0	A x D	0	+(1)
L18A18 x L19A1	210	92	119	57	A x XX	+	
L20A18 x LOA3	240	76	92	38	C x A	+	+
L20A18 x LOA4	220	59	78	35	C x A	+	+
L20A18 x LOA6	270	122	149	55	C x A	+	+
L20A18 x LOA8	340	129	175	51	C x A	+	+
L20A18 x LOA12	250	110	148	59	C x A	+	+
L20A18 x L22A18	310	40	40	13	C x B	+	+
L20A18 x LOA2	210	1	0	0	C x C	0	0
L20A18 x LOA14	330	1	0	0	C x C	0	0 (1)
L20A18 x LOA13	240	2	0	0	C x D	0	+(1)
L20A18 x L19A1	280	187	250	89	C x XX	+	

(1) Les compatibilités par test sur style ont été déterminées dans le sens L014 x L18A18, LOA14 x L20A18, LOA13 x L20A18.

En effet les pollens de ces deux arbres ne semblent pas fonctionnels. Ce qui explique les divergences de résultats entre les 2 méthodes.

pendant au moins vingt-quatre heures. Les styles peuvent être maintenus dans cette solution pendant plusieurs jours. L'observation se fait avec un microscope équipé d'un éclairage U.V. (fluorescence). Le fixateur proposé par Martin est le F.A.A. : Formol 1, Alcool 8, Acide acétique 1, mais nous avons utilisé comme Lalouette (1967), le lactophénol qui autorise le choix de la coloration : Bleu Coton ou Bleu d'aniline. Les observations par la coloration au Bleu d'aniline sont beaucoup plus faciles qu'avec la coloration au Bleu Coton car les "spots" de callose sont fluorescents et particulièrement bien visibles. Le seul inconvénient est la durée qui sépare la récolte des styles de leur observation. Les deux méthodes de coloration sont donc complémentaires, la dernière convient bien aux observations de grandes séries tandis que la première pourrait être utilisée pour des observations "instantanées" : suivi de la croissance des tubes polliniques, test de germination de pollen...

Pour établir la validité de notre méthode de détermination de compatibilité par "test sur style", nous avons voulu confirmer que pour une même combinaison entre deux géniteurs il y avait correspondance avec la méthode des croisements en champ, où la compatibilité est déduite de l'observation de la fructification après fécondation contrôlée. Pour cela, nous avons effectué vingt fécondations contrôlées dont dix-huit entre plantes frères-soeurs d'un même croisement : IF181 x IF077. Les résultats sont présentés dans le tableau 1-6. A la suite des fécondations contrôlées par un pollen n'appartenant pas à la famille 181x77 : L19A1 on a obtenu 57 et 89 graines pour 100 fleurs fécondées. Dans les combinaisons compatibles entre frères-soeurs les résultats s'évaluent de 13 à 59 graines pour 100 fleurs, ce qui est identique aux résultats précédents, tandis que dans les combinaisons notées incompatibles, aucun fruit n'est produit dans la plupart des cas. Un maximum de trois graines pour 100 fleurs a pu être observé dans quelques combinaisons, ce que nous considérons comme non significatif.

La caractérisation des combinaisons compatibles ou incompatibles est donc nette quelle que soit la technique utilisée, et les résultats sont identiques.

Les travaux cités, ayant établi l'incompatibilité des différentes espèces de caféiers étaient basés sur l'observation de la production de fruits sur des branches placées en situation d'autofécondation. Cette méthode présente l'inconvénient de ne pouvoir distinguer plusieurs phénomènes. En effet, l'absence de fructification peut non seulement être due à l'arrêt de la germination des tubes polliniques dans le style (incompatibilité) mais aussi à l'absence de germination du pollen (cf. tableau 1-6) stérilité mâle, mauvaise germination...ou encore à des phénomènes de chute précoce des fruits, avant ou après nouaison, pouvant avoir des causes génétiques ou physiologiques. Il paraît donc plus intéressant pour l'étude de l'incompatibilité d'avoir accès à l'observation du phénomène lui-même, c'est-à-dire la croissance ou l'arrêt de croissance des tubes polliniques dans le style. Toutefois, notre test ne met en évidence que deux classes (fig. 1-2) :

(0) . combinaison incompatible : quand tous les tubes polliniques sont bloqués à la base des stigmates et aucun tube ne peut être observé dans le style (c'est la situation de la fig. 1-3A).

(+) . combinaison compatible : quand les tubes polliniques se trouvent à la base des styles, que des tubes polliniques restent bloqués ou non à la base des stigmates. Nous ne pouvons donc distinguer les situations B et C de la fig. 1-3.

Les possibilités de la méthode de "test sur style" ont été mises à profit pour obtenir les résultats présentés dans les paragraphes suivants.

2. Déterminisme génétique de l'incompatibilité

Cette recherche a fait l'objet d'une publication qui en présente tous les détails (Berthaud 1980). Rappelons ici la démarche et les principaux résultats.

Nous avons repris pour la tester l'hypothèse déjà émise d'un système d'incompatibilité de type gamétophytique avec un seul

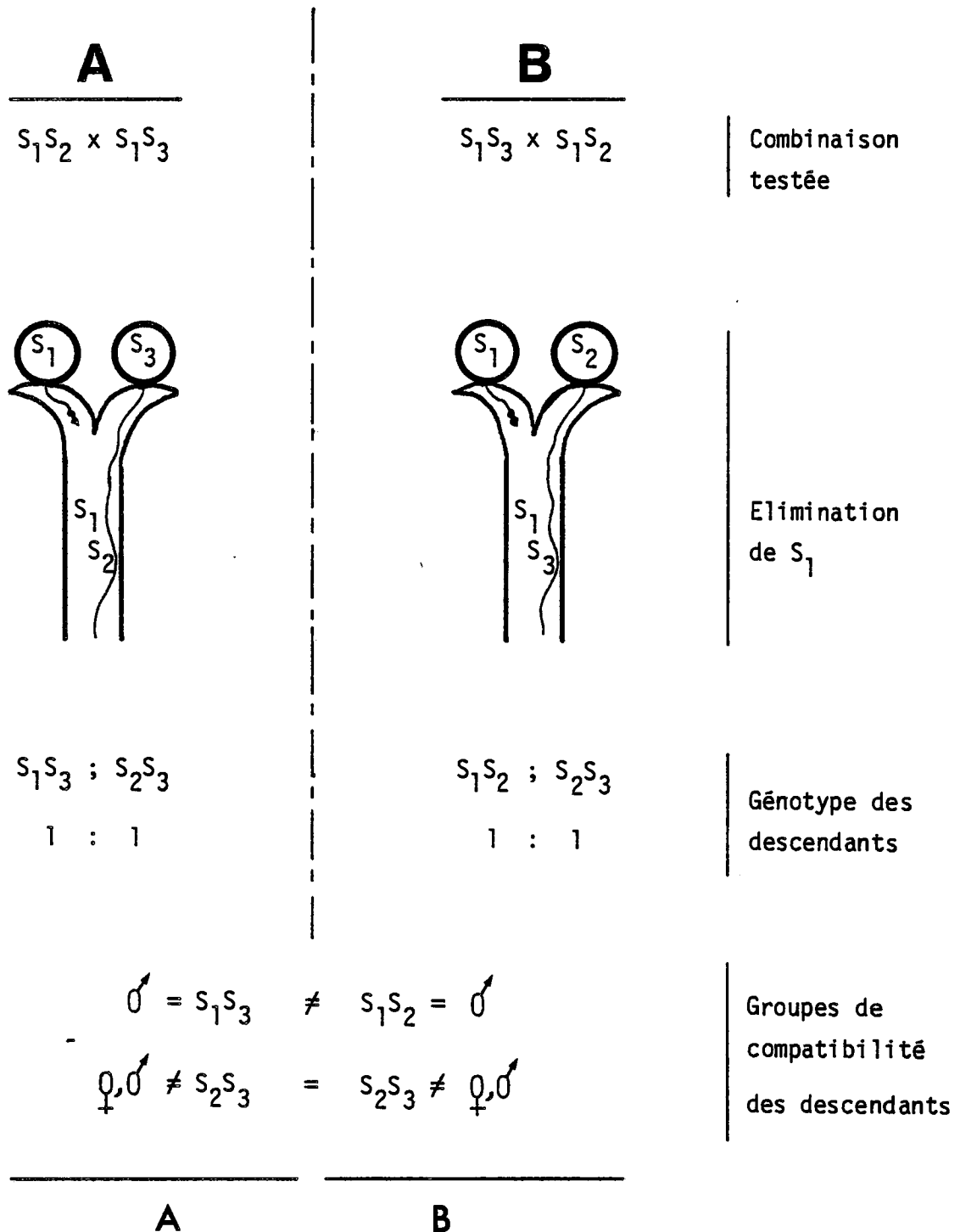


Fig. 1-4 : Caractéristiques des descendants des deux croisements réciproques (A et B) entre deux parents porteurs d'un allèle S commun : S_1 dans le cas d'un système gamétophytique avec un seul locus.

locus et une série d'allèles S.

Dans l'hypothèse d'un tel déterminisme, quand on prend deux arbres au hasard, ils sont en général porteurs d'allèles différents. Dans les descendances provenant du croisement entre ces deux arbres, on obtient quatre groupes d'incompatibilité, avec des effectifs égaux. Nous appelons groupe d'incompatibilité l'ensemble des individus présentant entre eux une réaction d'incompatibilité et compatible avec tous les individus hors du groupe. Avec un système gamétophytique, ces individus sont porteurs des mêmes allèles S.

Si on s'intéresse au cas le plus simple, c'est-à-dire au croisement entre deux arbres ne différant entre eux que par un allèle on aboutit à des situations très caractéristiques pour les descendants que nous avons illustrées dans la fig. 1-4.

Dans ce cas, la moitié des descendants environ est incompatible avec le parent mâle du croisement. Tous les individus des deux croisements réciproques qui sont compatibles avec les deux parents sont incompatibles entre eux.

L'observation des descendants des croisements entre trois C. canephora : IF077, IF099, IF181 dont deux, IF077 et IF099, avaient un parent commun IFOA1, nous a permis de retrouver les situations présentées ci-dessus. Les tableaux 1-7, 1-8 et 1-9 montrent les réactions de compatibilité parmi les descendants des différents croisements.

Tous les résultats exposés sont conformes à ceux attendus, dans le cas d'un système d'incompatibilité de type gamétophytique monogénique comportant une série polyallélique. Ces résultats confirment l'hypothèse émise par Devreux et al (1959) et d'autres auteurs chez l'espèce C. canephora considérée. L'étude du déterminisme génétique sera étendue aux autres espèces de caféiers existantes dans nos collections.

		A	B	C
/		77	99	L28
				A10
		$S_1 S_x$	$S_1 S_y$	$S_x S_y$
B	L25 A1	+	0	+
	L25 A2	+	0	+
	L25 A10	+	0	+
	L10 A10	+	0	+
	L23 A2	+	0	+
	L23 A5	+	0	+
	L23 A6	+	0	+
	L23 A7	+	0	+
	L23 A8	+	0	+
C	L25 A3	+	+	0
	L25 A4	+	+	0
	L25 A6	+	+	0
	L25 A7	+	+	0
	L10 A1	+	+	0
	L10 A2	+	+	0
	L10 A3	+	+	0
	L10 A4	+	+	0
	L10 A7	+	+	0
	L10 A8	+	+	0
	L10 A9	+	+	0
	L23 A3	+	+	0
	L23 A4	+	+	0
	L23 A9	+	+	0
	L23 A10	+	+	0

Tableau 1-7 : Compatibilité parmi les descendants du croisement H16 :

IF077 ($S_1 S_x$) x IF099 ($S_1 S_y$).

Les descendants appartiennent à deux groupes : B ($S_1 S_y$) et C ($S_x S_y$).

+ : Combinaison compatible

0 : Combinaison incompatible

		A	B	C
/		77	99	L28
				A10
		$S_1 S_x$	$S_1 S_x$	$S_x S_y$
A	L4 A2	0	+	+
	L4 A3	0	+	+
	L4 A4	0	+	+
	L4 A6	0	+	+
	L4 A7	0	+	+
	L4 A8	0	+	+
	L4 A10	0	+	+
	L28 A4	0	+	+
	L28 A6	0	+	+
	L28 A9	0	+	+
	L26 A6	0	+	+
C	L4 A1	+	+	0
	L4 A5	+	+	0
	L4 A9	+	+	0
	L28 A1	+	+	0
	L28 A2	+	+	0
	L28 A3	+	+	0
	L28 A5	+	+	0
	L28 A7	+	+	0
	L28 A8	+	+	0
	L28 A9	+	+	0
	L28 A10	+	+	0
	L26 A1	+	+	0
	L26 A2	+	+	0
	L26 A4	+	+	0
	L26 A5	+	+	0
	L26 A8	+	+	0
L26 A9	+	+	0	
L26 A10	+	+	0	

+ : Combinaison compatible

0 : Combinaison incompatible

Tableau 1-8 : Compatibilité parmi les descendants du croisement H19 :

IF099 ($S_1 S_y$) x IF077 ($S_1 S_x$).

Les descendants appartiennent à deux groupes : A ($S_1 S_x$) et C ($S_x S_y$).

Tableau 1-9 : Compatibilité pour les descendants du croisement H21 :
 IF099 (S_1S_y) x IF181 (S_2S_3).

Les descendants appartiennent à 4 groupes : I, II, III, IV.

	I			II	III			IV		
	15-2	15-3	17-10	15-7	15-9	20-1	29-10	20-4	29-4	29-6
15-2	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-3	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-4	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-5	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-6	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-10	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
29-9	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
15-1	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
15-7	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
15-8	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
17-2	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
15-9	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
15-10	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
17-1	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
20-1	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
20-2	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
20-8	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
29-5	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
29-7	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
29-10	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
20-4	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0
20-6	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0
29-1	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0
29-6	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0

+ : Combinaison compatible

0 : Combinaison incompatible

Tableau 1-10 : Résultats des tests de compatibilité entre les 24 caféiers de la Nana.
(NA10 = NA30, NA16 = NA31)

	NA 02	NA 04	NA 08	NA 18	NA 20	NA 23	NA 27	NA 29	NA 33	NA 40	NA 11	NA 14	NA 15	NA 10	NA 13	NA 16	NA 19	NA 21	NA 26	NA 28	NA 30	NA 31	NA 32	NA 42	
NA02	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+															
NA04	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+															
NA08	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+															
NA18	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+															
NA20	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+															
NA23	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+															
NA27	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+															
NA29	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+						+									
NA33	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+						+									
NA40	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0															
NA11	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NA14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NA15	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NA10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+
NA13	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NA16	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+
NA19	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+
NA21	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+
NA26	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
NA28	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+
NA30	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+
NA31	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+
NA32	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+
NA42	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0

3. Estimation du nombre d'allèles S dans une population de caféiers

Le but poursuivi est la connaissance du nombre d'allèles S dans une population et donc d'obtenir une estimation de la diversité génétique indépendante de celle provenant de l'analyse électrophorétique. Si on suppose, en outre, que les différents allèles ont été apportés dans la population par des arbres différents, on peut ensuite estimer le nombre d'arbres fondateurs efficaces de la population considérée.

Nous aurons l'occasion de présenter les résultats obtenus pour différentes populations de caféiers. L'exemple de l'analyse faite sur 24 arbres tirés au hasard de la population des caféiers de la Nana, de Ndongué (C. canephora) montre clairement la méthode utilisée pour l'estimation.

Tous les croisements possibles ont été réalisés au moins dans un sens. On possède également les résultats de la moitié des croisements réciproques (tableau 1-10). On vérifie dans tous les cas l'autoincompatibilité des différents individus. L'énorme majorité des combinaisons est compatible. Les seules combinaisons incompatibles ont été trouvées entre les NA010 et NA030 d'une part, NA016 et NA031 d'autre part. Les vingt autres arbres sont tous compatibles entre eux et avec les groupes précédents. On observe donc vingt-deux groupes ou génotypes d'incompatibilité (X0) parmi ces vingt-quatre individus (n), ce que nous écrirons sous la forme :

$$X0 = 22 \quad \text{et} \quad n = (2 \times 2) + (20 \times 1)$$

Les modèles de génétique des populations nous montrent que dans une population à l'équilibre, tous les allèles S ont la même fréquence, ainsi que les génotypes ou "groupes d'incompatibilité". Pour estimer le nombre de groupes, XE, provenant d'un tirage donné de n individus, dans une population comprenant N groupes, nous pouvons alors appliquer la formule suivante, proposée par Lundqvist, cité par de Nettancourt (1977) :

$$XE = NP \text{ avec } P = 1 - (1-1/N)^n$$

La variance est :

$$V = NP (1 - P) - RN (N - 1)$$

avec

$$R = (1 - 1/N)^{2n} - (1 - 2/N)^n$$

De cette formule, on déduit que pour les caféiers de la Nana testés, le nombre de groupes réels dans la population est compris entre 100 et 150. En effet le nombre de groupes attendus, dans un tirage de 24 arbres est de :

$$\begin{array}{ll} XE = 21,4 \pm 1,9 & \text{si } N = 100 \\ XE = 22,2 \pm 1,4 & \text{si } N = 150 \\ XE = 22,7 \pm 1,1 & \text{si } N = 200 \end{array}$$

Le nombre de groupes N existant dans la population est lié au nombre d'allèles d'incompatibilité Y , dans une population, par la relation $N = 1/2 Y \times (Y-1)$ si tous les échanges possibles se réalisent. Dans le cas des caféiers de la Nana, avec $100 < N < 150$ on a $15 < Y < 18$.

Si certains allèles sont peu fréquents, et donc leur probabilité d'apparition très faible, les groupes qu'ils déterminent seront également beaucoup moins fréquents. En conséquence, pour un nombre de groupes observés dans un tirage donné, quand les fréquences des groupes sont inégales, le nombre de groupes réels et donc le nombre d'allèles estimés par les formules proposées, sont sous-évalués. Le nombre d'allèles S dans la population des caféiers de la Nana devrait donc se situer près de la limite supérieure annoncée, c'est-à-dire vers dix-huit. Le nombre d'arbres fondateurs serait alors proche de sept.

Cette méthode peut être reprise pour estimer le nombre d'allèles présents dans une descendance obtenue par pollinisation d'un

arbre en forêt et connaître ainsi la diversité des pollinisateurs efficaces. Dans ce cas, l'estimation du nombre d'allèles, Y , est $Y = 1/2N$, car à partir d'un même allèle fourni par le pollen, on peut trouver deux génotypes parmi les descendants.

Nous profitons de l'exposé de cette méthode pour attirer l'attention sur le fait qu'il est possible de réduire le nombre de tests nécessaires pour connaître tous les groupes existants dans un échantillon donné. Le système d'incompatibilité étant gamétophytique, les réactions de compatibilité sont indépendantes du sens du test, on peut donc éviter de tester les croisements réciproques. Nous avons aussi souvent pratiqué ces tests en deux temps ; les résultats obtenus sur la première série, par la détermination d'un certain nombre de groupes d'incompatibilité, permettaient de limiter les tests suivants.

C. DIVERSITE GENETIQUE OBSERVEE PAR D'AUTRES CARACTERISTIQUES

1. Résistance aux parasites

Nous avons seulement abordé le problème des relations entre les rouilles et les caféiers. Il existe deux espèces de rouilles Hemileia vastatrix ou rouille orangée et H. coffeicola ou rouille farineuse. Les caféiers, en tant qu'individus, populations ou espèces ont des réactions variées face à ces parasites.

Notre approche visait les mêmes buts que précédemment, c'est-à-dire décrire le polymorphisme des populations face à ces parasites, pour en déduire une diversité génétique et des orientations pour la collecte du matériel végétal.

Si les relations H. vastatrix-C. arabica ont été très bien étudiées au C.I.F.C. (Centro de Investigação das Ferrugens do Cafeeiro, Oeiras, Portugal) et l'occasion de vérifier la théorie gène-pour-gène de Flor (1955), il n'en va pas de même pour les relations H. vastatrix - caféiers diploïdes et H. coffeicola - caféiers diploïdes. Nous avons donc dû mettre au point des méthodes de test, ou tout au moins, les adapter pour nos conditions climatiques et nos

moyens techniques. Nous avons ensuite étudié la transmission de ce caractère dans les descendance de croisements classiques. Nous présenterons aussi d'autres résultats obtenus avec le matériel haploïde doublé.

Les observations des individus des populations sylvestres ont été faites dans les populations mêmes, en Côte d'Ivoire, ou en collection pour celles qui étaient transférées d'autres pays.

Les inoculations ont été effectuées avec les formes du parasite existantes en Côte d'Ivoire. L'ensemble de l'étude souffre donc d'une limitation : dans la mesure où il existe une spécificité des rouilles, il n'est pas sûr que tous les résultats obtenus en Côte d'Ivoire puissent être généralisés.

a. Comportement des caféiers par rapport aux rouilles orangée et farineuse

Nos observations sont faites dans les populations sylvestres directement, ou en champ pour les populations transférées en collection. Elles sont aussi faites en pépinière, après inoculation naturelle ou artificielle, pour les essais de la transmission de la résistance.

● Dans les populations sylvestres

Dans les populations qui ont été observées régulièrement, on a suivi l'évolution des attaques de ces parasites. Cela est particulièrement intéressant dans la population de C. humilis, car tous ses représentants sont extrêmement sensibles à ces parasites et la diffusion du parasite n'est donc pas retardée par des phénomènes de résistance. Les individus étaient notés porteurs de rouille quand les spolurations de ces champignons étaient constatées.

● Au champ

Les observations ont eu lieu à deux périodes différentes

de l'année : au milieu de la saison sèche et au milieu de la saison des pluies, sur des arbres adultes. Sont classés comme sensibles les arbres ayant présenté au moins à l'une des dates d'observation des feuilles portant des urédospores.

Notre notation n'a pas tenu compte de l'importance des symptômes, ni de la fréquence de leur apparition. Avec une telle méthode la quantité d'inoculum ne peut être contrôlée, toutefois on s'assure que l'époque de la notation est choisie correctement en vérifiant que les arbres, connus comme sensibles par ailleurs, sont effectivement porteurs d'urédospores.

● Test de résistance par inoculation naturelle

En pépinière le milieu est particulièrement favorable à la multiplication et à la dispersion des rouilles. Comme des arbres infectés s'y trouvent en permanence, les individus ont l'occasion d'exprimer leur sensibilité, au moins une grande partie de l'année.

● Test de résistance par inoculation artificielle

Les inoculations artificielles sont pratiquées selon la technique mise au point au C.I.F.C. d'Oeiras (Rodrigues et al., 1975). Des urédospores de H. vastatrix sont déposées en masse et réparties uniformément à la face inférieure d'une ou deux paires de feuilles de jeunes plants. Les conditions matérielles existant à la station de recherche de Man (Côte d'Ivoire) ont imposé certains aménagements dans le déroulement de l'expérimentation. Face à l'importante quantité de matériel végétal à tester, il a été nécessaire de prélever l'inoculum sur plusieurs arbres sensibles différents.

L'incubation des individus inoculés, seconde phase importante de l'expérimentation, a pour but de maintenir les conditions d'environnement les plus favorables à la germination des urédospores et à la pénétration du pathogène dans les tissus de l'hôte. L'absence d'un équipement spécifique du type "chambre à incubation" a été compensée par la mise en place d'un système simplifié. Les plants sont

placés dans des châssis recouverts de feuilles de plastique, de façon à maintenir une humidité saturante, et ombrés afin d'obtenir une semi-obscurité. Ainsi, humidité et éclairage sont contrôlés de manière convenable pendant les soixante-douze heures que dure l'incubation. En revanche, le facteur température varie notablement au cours de la journée et selon les époques de l'année pendant lesquelles sont pratiquées les inoculations. Pour limiter les effets de ces variations nous avons procédé systématiquement à la répétition, voire le triplement des tests à différentes époques.

La lecture des symptômes qui constitue la dernière phase du test est effectuée, toujours par le même expérimentateur, cinq semaines après l'inoculation. Les notations sont pratiquées selon une échelle simplifiée :

- 0 : immunité
- + : petites taches chlorotiques éparses avec ou sans tuméfactions ; pas de sporulations
- ++ : taches chlorotiques nombreuses, parfois coalescentes, sans production d'urédospores
- +++ : taches avec formation d'urédospores

Cette échelle permet de traduire de manière satisfaisante les différents types de réactions observées. Les trois premières notes correspondent selon l'échelle du C.I.F.C., à des plants résistants, la dernière à des plants sensibles. En réalité, vraisemblablement à cause des conditions d'environnement imparfaitement contrôlées, la plupart des plantes notées ++ évoluent vers la sensibilité totale plusieurs semaines après le temps normal d'incubation. Il semble que l'infection demeure latente au stade "taches chlorotiques" jusqu'à ce que les conditions deviennent favorables à la pleine expression de la maladie. Ce phénomène observé fréquemment en plein champ est du même type que ceux décrits par Rayner (1960) au Kenya et Mythappa (1980) en Inde sur des C. arabica soumis à des inoculations artificielles et naturelles. Il ne paraît donc pas lié à une caractéristique génétique particulière mais dépendre très étroitement des conditions d'environnement. Dans

l'expression finale des résultats, tous les plants notés ++ et +++ seront considérés comme des individus sensibles.

b. Transmission de la résistance à H. vastatrix chez C. canephora.

● Par croisements entre C. canephora de la collection I.R.C.C.

Avant d'étudier le comportement des haploïdes doublés, nous avons d'abord utilisé l'ensemble des familles provenant des croisements possibles entre huit géniteurs choisis pour leurs réactions variées aux attaques de rouille orangée. Notre test de résistance était basé sur la méthode d'inoculation artificielle décrite ci-dessus. Les parents étaient aussi testés en même temps que les descendances. Seul le clone IF149 s'est révélé résistant selon notre notation.

Le tableau 1-11 reprend l'ensemble des résultats observés sur les différentes familles. En regroupant les résultats pour l'ensemble des familles ayant un géniteur commun, on obtient alors les résultats suivants :

IF077	:	32 descendants résistants (R)	pour 135 testés,
		soit 24% d'individus résistants	
IF099	:	25 R	pour 155 (19% R)
IF126	:	34 R "	103 (33% R)
IF149	:	85 R "	129 (66% R)
IF181	:	34 R "	104 (33% R)
IF182	:	40 R "	99 (40% R)
IF197	:	51 R "	124 (41% R)
IF202	:	42 R "	111 (38% R)

A partir de l'observation de ces tableaux nous pouvons dégager trois groupes de génotypes d'après leur comportement en croisements :

. le premier groupe est représenté par le clone IF149. Sur l'ensemble des familles, 66% des descendants sont résistants. Dans sept familles sur huit le nombre de plantes résistantes représente

Tableau 1-11 : Résultats des tests d'inoculation artificielle sur les familles C. canephora obtenues par croisements contrôlés.

(dans chaque case du tableau apparaît le nombre des individus résistants par rapport au nombre de plantes testées dans la famille considérée).

	77	99	126	149	181	182	197	202
77								
99	6/44							
126	2/10	0/14						
149	7/18	12/19	12/17					
181	2/18	0/16	10/15	14/20				
182	3/13	2/16	6/16	11/15	3/11			
197	10/20	9/30	3/16	13/22	5/9	2/10		
202	2/12	1/16	1/15	16/18	0/15	13/18	9/17	

plus de la moitié de l'effectif.

. le deuxième groupe comprend les clones IF126, IF181, IF182, IF197 et IF202. Le nombre des plantes résistantes dans les différentes familles est compris entre 33 et 41%. Il est à remarquer, à l'intérieur de ce groupe, le comportement du clone IF202 qui, dans cinq croisements, a produit treize plantes résistantes sur soixante-quinze observées alors que, dans les croisements IF202 x IF149 et IF202 x IF182, on trouve trente et un individus résistants sur trente-six testés. Nous avons vu que la souche IF149 produit une majorité de descendants résistants, mais ce n'est pas le cas pour le géniteur IF182. Dans ce croisement une complémentarité apparaît entre les géniteurs IF182 et IF202 qui ne pouvait être soupçonnée à la vue des résultats des autres croisements.

. le troisième groupe est formé de IF077 et IF099. Ces deux clones ne donnent que très peu de plantes résistantes dans les différentes familles produites. Croisés entre eux dans les deux sens on obtient dans la descendance six individus résistants sur quarante-quatre. Ces individus présentent toutefois une certaine réaction de sensibilité : ils ne sont pas notés "0" mais "+". La fréquence très faible d'individus résistants, provenant de croisements où interviennent ces géniteurs, rend leur utilisation problématique pour un programme d'amélioration.

Dans le cas du clone IF149, l'hypothèse d'un gène majeur de résistance à l'encontre de la race 2 du pathogène n'est pas à rejeter, mais il conviendrait d'élargir les tests à d'autres races physiologiques pour le démontrer. Les tests menés au C.F.I.C. dans ce but ne sont pas concluants car aucun arbre sensible n'a pu être retrouvé.

Dans l'ensemble des autres géniteurs, il est concevable d'envisager l'intervention d'autres gènes, qui commanderaient l'expression de résistances partielles, dont l'accumulation dans les descendance de croisements entre individus sensibles par exemple donnerait naissance à des plantes résistantes.

Nous voudrions aussi faire quelques remarques d'ordre méthodologique sur nos observations :

. dans l'étude de la transmission de résistance, le nombre d'individus testés par famille en inoculation artificielle est faible et imposé par des considérations techniques. On ne peut donc bien mesurer les différences de comportement d'une famille à l'autre.

. la répétabilité des résultats devrait être améliorée. En effet, dans les conditions actuelles, il est nécessaire de tester deux ou trois fois les mêmes plantes pour obtenir un résultat fiable, ce qui limite le nombre des arbres pouvant être testés.

Pour améliorer les résultats, il faudrait non seulement mieux maîtriser les conditions extérieures : température, humidité, lumière mais aussi l'état physiologique de la plante. En effet, Eskes (1981) montre que des caféiers cultivés en plein soleil sont plus sensibles que ceux cultivés à l'ombre et que les feuilles jeunes sont plus difficilement attaquées que les feuilles âgées.

● Parmi les descendants haploïdes doublés (HD)

Ces premières observations ont été faites à Man, sur des individus en pépinière, infectés naturellement (O.R.S.T.O.M., 1984). A partir de trois clones, IF149, IF160 et IF200, les deux premiers résistants, le troisième sensible, on a observé parmi les descendants HD les effectifs suivants :

	Sensibles	Résistants
IF149	0	6
IF160	1	6
IF200	8	9

A la vue de ces résultats on peut penser que IF200 est porteur d'un gène à l'état hétérozygote, la sensibilité serait alors un caractère dominant. A part ce gène "majeur", il doit en exister d'autres car les réactions de sensibilité ne sont pas toutes de même

intensité chez ces descendants.

Le clone IF149, résistant donnant une descendance homogène, serait porteur d'un ou plusieurs gènes à l'état homozygote et entraînant la résistance.

Dans la descendance du clone IF160, noté résistant en champ, on trouve un individu (sur sept analysés) sensible. Ce clone présente donc des états hétérozygotes pour ces caractéristiques de sensibilité.

Le croisement entre un descendant HD résistant du clone IF200 et un HD sensible d'un autre clone a donné naissance à une descendance homogène sensible suggérant ainsi pour IF200, d'une autre façon, la présence d'un allèle dominant de sensibilité.

Il est difficile d'admettre que le clone IF149 tienne sa résistance de la présence d'allèles récessifs, à l'état homozygote, au locus où IF200 présente un allèle dominant de sensibilité, car dans les croisements décrits au paragraphe précédent, on n'aurait pas dû trouver autant de descendants résistants quand IF149 est l'un des gé-niteurs de la combinaison.

Il est alors raisonnable de penser que résistance et sensibilité sont sous la dépendance de plusieurs gènes (locus). La présence d'allèles dominants à certains locus conférerait la résistance, à d'autres locus, la sensibilité. Des tests d'allélisme entre les différents individus disponibles devraient nous renseigner sur le nombre de locus actifs.

On voit que l'approche des déterminismes génétiques par la voie des haploïdes doublés, et donc par l'obtention d'individus "homozygotes" est efficace et plus facile à manipuler que la voie classique des croisements entre individus diploïdes souvent très hété-rozygotes.

Au total on peut penser que les sources de résistance sont

multiples chez une espèce donnée, à plus forte raison chez des espèces différentes.

Au cours de l'exposé des observations sur les populations des différentes espèces nous présenterons la diversité des comportements rencontrés en nous rappelant constamment que le caractère de résistance ou de sensibilité des caféiers diploïdes reste un caractère complexe.

2. Caractères quantitatifs

Ces caractères sont plus difficiles à utiliser pour décrire le polymorphisme des populations du fait de leur sensibilité à de nombreux facteurs. Il est aussi bien difficile d'en approcher le déterminisme génétique. Signalons tout de même les caractères que nous utiliserons au cours de l'exposé.

● Teneur en caféine

C'est un des critères de la qualité des cafés. Les analyses se font en série, grâce à la chaîne d'analyse, d'abord installée à l'O.R.S.T.O.M. à Bondy et maintenant à l'I.R.C.C. à Montpellier. De nombreux échantillons sont ainsi testés chaque année.

Le déterminisme génétique de ce caractère est complexe. Peu de résultats nouveaux sont apparus depuis notre publication (Charrier et Berthaud 1975). Rappelons que nous avons trouvé dans les descendance de croisements entre C. canephora une diversité équivalente à celle de la collection tout entière. L'apport du matériel haploïde doublé devrait permettre d'aller plus loin dans la connaissance du déterminisme génétique. Nous avons utilisé ce caractère pour décrire un polymorphisme des populations sylvestres de différentes espèces.

● Granulométrie

Des caractères utilisés pour décrire la qualité du produit

marchand peuvent permettre aussi d'appréhender un polymorphisme. La granulométrie, ou taille des graines, fait partie de ceux-ci. Nous l'avons estimée par le poids de cent graines, à 10% d'humidité.

● Fertilité

Les fruits des caféiers sont composés de deux loges contenant chacune une graine. Quand l'arrêt du développement de l'une des graines est précoce, l'autre graine prend une forme typique, sans face plane. Les caféiculteurs appellent cette graine : "caracoli".

La proportion de graines caracoli peut être prise en compte pour la caractérisation du produit commercial. Pour nous, la proportion de graines caracoli dans la production d'un individu permet une estimation du taux de graines ayant un développement normal.

En faisant l'hypothèse qu'un avortement de la graine est la conséquence d'une constitution génétique anormale, nous déduisons de la valeur de ce taux de graines caracoli une estimation de la fertilité de l'individu testé, tout particulièrement pour les individus hybrides.

Dans les populations sylvestres les arbres présentent en général une constitution génétique normale. Le taux de graines caracoli est alors une mesure de la qualité de la fécondation et de la pollinisation qui l'a précédée.

● Productivité

Ce caractère n'est pas mesuré dans nos collections mais il est le critère principal de sélection des caféiers C. canephora. Rappelons donc les conditions standard des essais de productivité :

écartement entre arbres : 2,5 x 3m, soit 1330 arbres par ha.
trois tiges par arbre
pas de fumure

premier recépage sept ans après la plantation.

pesée des récoltes annuelles en cerises fraîches (C.F.).

Production exprimée en café marchand (C.M.) par hectare, avec un coefficient de transformation standard : $CM/CF = 1/5$.

L'hérédité du caractère productivité est complexe. Nous aborderons certains de ses aspects au cours de l'exposé des résultats et de la discussion.

● Caractères morphologiques et phénologiques

Ces caractères interviennent dans la description des espèces et des individus : forme de l'arbre, des rameaux, des feuilles des fruits, et aussi date de floraison et longueur du cycle floraison-fructification. Ils sont très polymorphes selon les espèces et sont donc très utiles pour les définir et évaluer leur polymorphisme. Toutefois, les études génétiques concernant ces caractères ont rarement été abordées.

Deuxième partie :

Structure de l'espèce C. canephora



Deuxième partie

STRUCTURE DE L'ESPECE C. CANEPHORA

Nous avons voulu, dans cette deuxième partie, décrire en détail les résultats obtenus chez une espèce de caféiers : C. canephora. Dans la troisième partie, nous aborderons l'étude des autres espèces de caféiers africains, ce qui nous permettra d'estimer le degré de généralité des observations faites sur C. canephora et les particularités attachées à chacune des différentes espèces.

L'espèce C. canephora a été choisie comme modèle car :

- le matériel prospecté et celui existant dans les collections permettait d'approcher des situations diverses : populations sylvestres et matériel ayant réagi aux pressions de sélection.
- la plupart des techniques ont été mises au point sur cette espèce, ce qui rendait disponibles de nombreux marqueurs pour son étude détaillée.

En outre, s'agissant d'une espèce largement cultivée, on pouvait penser que le schéma d'amélioration de ces caféiers bénéficierait directement des résultats obtenus.

L'étude a été conduite de la manière suivante. Elle débute par l'analyse, comme exemple, de deux populations très différentes : une population en place en Côte d'Ivoire, celle de l'Ira, et une population transférée en collection, celle des caféiers de la Nana, de Ndongué en Centrafrique.

Pour la première population on a associé une analyse sur le terrain à une étude expérimentale, pour comprendre la dynamique d'une telle population. Les résultats obtenus dans l'étude de la deuxième population proviennent du matériel en collection, mais ils permettent aussi d'approfondir le fonctionnement de cette population dans sa situation naturelle.

Après ces études concernant la diversité interne des populations, nous avons envisagé l'analyse de la diversité de l'espèce dans son ensemble. Les résultats concernent beaucoup plus de populations et sont apportés par l'étude du polymorphisme enzymatique.

La suite du travail est destinée à vérifier que la structure génétique de l'espèce C. canephora mise en évidence au niveau du polymorphisme enzymatique se confirme quand on utilise d'autres marqueurs de la diversité de l'espèce.

Chapitre I

POLYMORPHISME INTERNE DES POPULATIONS

A. SON OBSERVATION DANS LA POPULATION DE L'IRA

Cette population est située dans l'ouest de la Côte d'Ivoire, à cinquante kilomètres au nord-ouest de Man. Elle se trouve dans une réserve forestière de 6 x 3km environ, dans une région à une saison sèche annuelle très marquée qui peut durer de quatre à cinq mois. Cette forêt est entourée de plantations de caféiers.

A l'intérieur de la forêt on trouve, non seulement C. canephora, mais aussi d'autres espèces de caféiers. C. stenophylla devient même l'espèce dominante dans certaines zones. Un profil topographique de la répartition de ces espèces est donné dans la fig. 3-3.

1. Biologie et démographie de la population

a. Répartition des arbres de la population

Le nombre d'arbres de la population est de 22, 13 arbres sont adultes, et 9 n'ont pas atteint le stade reproducteur. Leur répartition spatiale apparaît sur le plan présenté (fig. 2-1). L'échelle de distance entre arbres est la même que l'échelle de hauteur des arbres, figurée par un cercle de rayon correspondant à la hauteur de chaque arbre. Ce cercle peut donner une image du cône de dispersion des fruits.

Remarquant l'hétérogénéité de la disposition des arbres,

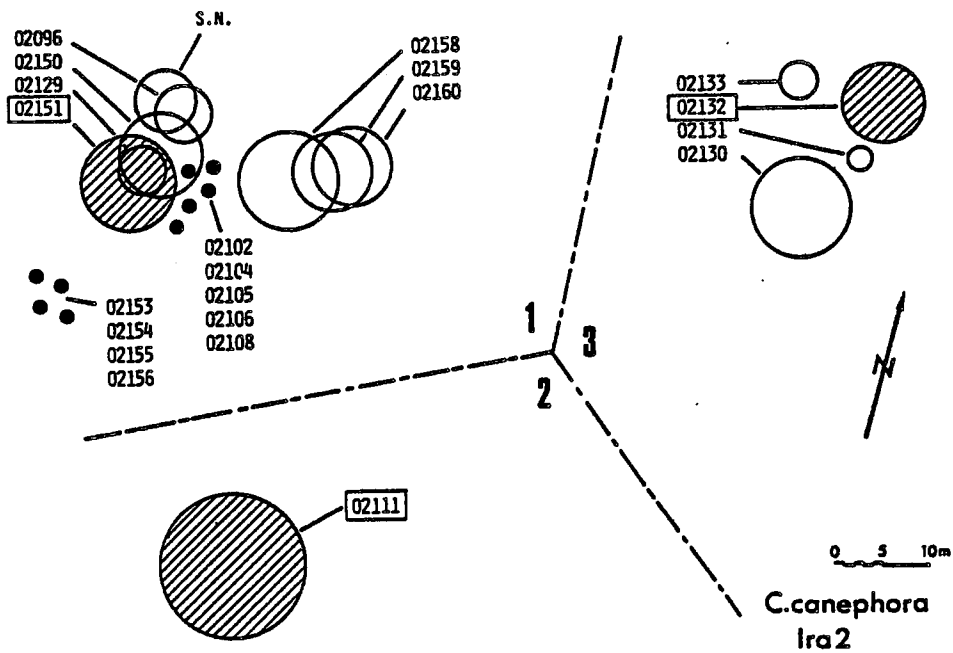


Fig. 2-1 : Plan de la population de *C. canephora* de la forêt de l'Ira (Côte d'Ivoire).

Le centre de chaque cercle représente la position des arbres, le rayon du cercle, leur hauteur. Les cercles hachurés signalent les trois arbres ayant fourni les descendance analysées.

nous avons réparti ceux-ci en trois secteurs, notés 1, 2 et 3 sur ce plan. Nous verrons les conséquences de cette structure sur les échanges géniques.

L'indication principale qu'on peut retenir de ce plan est la distance qui sépare les différents arbres. Comme ces arbres sont autostériles et qu'ils produisent des fruits, on peut en déduire que la distance de pollinisation possible entre arbres est au moins égale à la distance qui sépare le 02111, le plus isolé, des autres arbres, c'est-à-dire quarante mètres.

b. Floraison-fructification

La floraison de ces caféiers est précoce, c'est-à-dire qu'elle a lieu au début de la saison sèche, en général en décembre. Selon les années et les conditions climatiques, une deuxième floraison peut avoir lieu en janvier. Les fruits débutent leur croissance (stade nouaison) avec les premières pluies de fin de saison sèche. Ils parviennent à maturité avant la fin du mois d'octobre. Le cycle floraison-fructification est proche de dix mois.

Nous avons pu, certaines années, relever le nombre de fleurs produites par certains arbres, ainsi que le nombre de fruits correspondant. Pour d'autres arbres, seule la production totale a été prise en compte. Les tableaux 2-1, 2-2, 2-3 présentent ces résultats.

La production annuelle maximale, notée pour un arbre est de 764 graines (02159 en 1978). On note que les différences de production entre arbres sont considérables. Certains arbres participent beaucoup plus que d'autres aux générations suivantes : sur les treize arbres adultes, sept ont porté des fruits. Deux arbres ont porté chacun un tiers de la production.

Les taux de nouaison (tableau 2-2) observés sont très faibles. Ils sont la cause principale de faible productivité des arbres. Le taux de graines caracoli (tableau 2-3) très variable d'une année à l'autre pour un même arbre ou entre arbres, est plus un esti-

Tableau 2-1 : Production (en nombre de fruits) des C. canephora de la population de l'Ira.

n° arbre	1976	1977	1978	1979	1980	1981	total	% production totale
02111	163	0	30+	0	0	0	193+	8,8
02132	50	0	0	13	70	253	386	17,7
02150	0	0	0	0	0	0	0	0
02151	0	178	100+	55	350	0	683+	31,2
02158	0	150	50+	0	!	-----	200+	9,1
02159	0	227	487	!	-----	-----	714	32,7
02160	0	3	7	!	-----	-----	10	0,5
TOTAL	213	558	700+	68	420	253	2200+	100

100+ : plus de 100 fruits produits

! : disparu depuis :

Tableau 2-2 : Pourcentage de nouaison obtenu sur différents arbres de la population C. canephora de l'Ira.

n° arbre	fleurs 1978	fruits 1978	% nouaison	fleurs 1980	fruits 1980	% nouaison
02132	24	0	-	692 *	70	10
02151	193	35-	18	2120 *	351	17
02158	397	30	8			
02159	841	208	24			
TOTAL	1455	271	19	2812	421	15

* : en 1980 c'est la totalité de la production de fleurs de ces arbres qui a été prise en compte.

Tableau 2-3 : Taux de graines caracoli (G.C.) dans la production de quelques arbres C. canephora de la population de l'Ira (2 années de récolte).

n° arbre	année récolte	nombre observé de fruits	nombre fruits à G.C.	% G.C.
02111	1976	90	55	44
02111	1978	30	2	3,4
02151	1978	85	35	26
02158	1978	42	12	16
02159	1978	487	210	27

teur de la qualité des fécondations que de la productivité des arbres.

c. Jeunes plantules

Les fruits produits par différents arbres de la population ayant fait l'objet de récoltes pour un transfert en collection, nos observations ne portent que sur un nombre très limité de plantules, au pied des arbres. C'est seulement sous le 02132 qu'ont été repérées des plantules, en 1977, cet arbre ayant produit 50 fruits en 1976. Le nombre de plantules ayant survécu d'une année sur l'autre a évolué de la façon suivante :

Année	1976	1977	1978	1979	1980	1981
nombre de plantules	50 (fruits)	9	7	6	5	5

Au moins dans le cas suivi, on voit que la diminution du nombre de plantules entre la germination et quatre ans après est très faible. Il reste encore la moitié des plantules, qui correspond à 10% des fruits produits. Pendant toute cette durée il y a eu d'autres fructifications sur cet arbre, mais on n'a pas retrouvé de nouvelles plantules, les fruits ont pu être dispersés.

Si le taux de survie de ces plantules est fort, leur vitesse de croissance est très faible. En effet, la plus développée des cinq plantules restantes en 1981 mesure 16 centimètres de hauteur, pour un diamètre au collet de 1,9mm, ceci correspond à la croissance de quelques mois en ombrière. Il s'agit donc de plantules en "survie" qui ne se développeront que si les conditions du milieu deviennent plus favorables.

d. Taux de mortalité

La population repérée en 1976 était constituée de treize arbres adultes. Sur ces treize arbres, trois ont disparu avant le début de l'année 1980 :

02159 mort avant le 30.08.1978

02160 mort entre le 01.05.1979 et le 01.08.1979

02158 " " " 01.08.1979 " " 01.01.1980

Le taux de disparition est donc très élevé. Il est difficile toutefois de calculer un taux annuel de disparition à partir d'un si petit nombre d'arbres. Remarquons que les trois arbres morts étaient côte à côte. Ils sont vraisemblablement morts de la même cause, qui pourrait être un foyer de pourridié.

e. Bilan

La production sur six ans a été d'environ 2000 fruits, soit 17 fruits par an et par arbre (pour une population de 20 arbres). Si on considère qu'au bout des cinq années il reste dix fois moins de plantules (d'après l'observation sur 02132), chaque arbre produira 1,7 plantules par an. Si la production se maintient à ce rythme pendant une vingtaine d'années, chaque arbre aura fourni pendant sa vie une trentaine de plantules. Le taux de survie, entre cinq ans et l'âge adulte devra donc être d'au moins $1/34$ pour que chaque arbre ait un remplaçant adulte.

La population "en moyenne" se maintient avec difficulté. La survie est donc fortement dépendante d'évènements "extra-ordinaires", qui modifient de façon profonde les différents paramètres décrits précédemment. On peut penser à l'apparition d'un chablis, par chute d'arbres ou de grosses branches, ou une année exceptionnelle, particulièrement favorable à la production de certains arbres.

La disposition des arbres, proches les uns des autres, augmente la probabilité des arbres de se féconder entre eux et donc la probabilité de survie de la population. Cette probabilité de survie est toutefois affectée par l'incidence des maladies cryptogamiques qui diffusent par foyer.

2. Echanges intra et inter-populations

a. Echanges observés par les marqueurs enzymatiques

● Marqueurs utilisés

Nous verrons dans le chapitre II comment se répartissent les allèles isozymiques parmi les différentes populations de caféiers. Retenons, pour notre analyse, que nous disposons de nombreux allèles pour marquer les arbres de cette population : deux au locus PGM2 (F et H), trois au locus PGD2 (B, E et J) et quatre au locus PGI1 (D, E, F et H). En outre, nous disposons d'allèles marquant l'appartenance à l'un des deux groupes guinéen ou congolais, définis au chapitre II. Ce système permet de retrouver les individus provenant d'une hybridation entre un arbre de la forêt et un pollen d'une plantation voisine.

● Origine des arbres de la population

Si on considère la taille des arbres comme une indication de l'âge des arbres, 02111 serait le plus ancien de cette population. Cet arbre est-il le fondateur de toute la population ? Par l'analyse des génotypes en électrophorèse, on montre que sur onze adultes analysés, on doit exclure toute parenté directe pour cinq d'entre eux. Six pourraient avoir 02111 comme parent. On voit donc que, si 02111 a participé à la création de la population considérée, son importance génétique n'est pas prépondérante puisque la moitié des arbres adultes ne peuvent provenir de cette plante là, et que pour les autres il ne s'agit que d'une éventualité.

Etudions maintenant les jeunes plants établis dans cette population. Ces plants sont les témoins des fécondations des quelques années précédentes, donc de l'ambiance pollinique actuelle.

La première série (02102, 02104, 02105, 02106, 02108) a été prélevée dans le secteur 1, sous les arbres 02150, 02151 etc. Ces jeunes plants proviennent tous de croisements entre ces arbres adultes. La paternité du 02111 est à exclure pour tous, sauf le 02108.

L'autre série (02153, 02154, 02155, 02156) a été prélevée dans le même secteur, à une dizaine de mètres des plantes précédentes, mais à un stade plus précoce, dans une zone sans plantes adultes. Ces plantules proviennent d'une floraison différente de celles qui ont produit les plantes précédemment analysées. Sur les quatre plantules, deux proviennent de pollinisation intrapopulation et deux autres d'apport de pollen étranger. Il s'agit des 02154 et 02156. Le parent maternel le plus proche acceptable pour 02156 se situe à 10m environ. On montre donc qu'une distance de migration par graine peut être d'au moins dix mètres.

D'après le génotype des plantules qui proviennent d'une pollinisation intrapopulation, il est possible d'affirmer que l'une d'entre elles a pour parent femelle le 02151, et que le pollinisateur déterminé le plus proche est à plus de vingt mètres. La distance d'interpollinisation dans la population peut être de plus de vingt mètres. Selon les floraisons, il y a apport de pollen étranger à la population ou non. C'est ce que traduisent les différences observées entre les deux séries de plantules. La détection des pollens étrangers parmi ces descendances montre que les plantations de caféiers extérieures à la forêt peuvent efficacement assurer des fécondations sur des arbres des populations sylvestres.

● Echanges intra et inter-populations

Nous avons ensuite analysé les descendances provenant de récoltes de graines sur trois arbres situés dans trois secteurs différents de la population (fig. 2-1).

Dans ces descendances on détecte la participation aux fécondations de pollens provenant des plantations environnantes dans les proportions suivantes :

02151 FL	1/20
02111 FL	10/24
02132 FL	12/51

Tableau 2-4 : Effectifs et fréquences alléliques polliniques de la population de l'Ira, déduits de l'analyse des descendance de trois arbres de cette population. On a distingué dans chaque descendance les individus provenant de pollinisations intrapopulations (a) et ceux provenant de pollinisations étrangères (b).

pied		PGD2			PGI1			
mère		B	E	J	D	E	F	H
02151 (n = 20)	a = 19	1	17	1	2	9	6	2
PGD2= EE	b = 1	0	1	0	1	0	0	0
PGD1= DH								
02111 (n = 23)	a = 13	1	12	0	5	2	3	3
PGD2= EE	b = 10	0	10	0	4	0	6	0
PGI1= FF								
02132 (n = 51)	a = 39	4-0	32-36	3	8	4	5	22
PGD2= BE	b = 12	0	12	0	4	0	8	0
PGI1= EF								
Fréquences alléliques polliniques	a = 71	2-6 0,03 à 0,08	61-65 0,86 à 0,92	4 0,06	15 0,24	15 0,24	14 0,20	27 0,38
	b = 23	0 -	23 (1,00)	0 -	9 (0,39)	0 -	14 (0,61)	0 -
Fréquences dans Ira 2	26	0,10	0,84	0,06	0,26	0,28	0,24	0,22

L'arbre qui a reçu la proportion de pollens extérieurs la plus forte est celui qui est le plus "isolé", le plus éloigné des autres. Se place en seconde position le 02132 voisin de quelques arbres seulement, et enfin le 02151 entouré de plusieurs autres arbres, très proches.

Les résultats de l'analyse des génotypes de ces descendants sont récapitulés dans le tableau 2-4. On confirme ainsi pour les trois descendance que la composition allélique des pollens étrangers correspond bien à celle de leur groupe d'origine. Dans chacune des descendance se retrouvent tous les allèles existants dans la population. Les pollinisateurs de ces arbres-mères sont donc multiples.

Les descendants du 02151, du secteur 1, proviennent de la pollinisation par des arbres de ce secteur. La diversité allélique de cette descendance nécessite l'intervention d'un minimum de trois pollinisateurs de ce secteur.

Dans la descendance du 02111, la majorité des pollisations est aussi assurée par des arbres du secteur 1. Le minimum de pollinisateurs nécessaires pour obtenir les différents génotypes est aussi de trois, mais tous les arbres adultes de la population ont pu être les parents d'au moins une des plantes de la descendance.

Le 02132 fait partie des arbres du groupe 3 de la population. Il est entouré de deux jeunes arbres porteurs de quelques fleurs et d'un arbre adulte. Au cours de la floraison correspondant à la descendance analysée (1980-1981) très peu d'arbres de la population ont fleuri. Le seul qui a été noté comme florifère était le 02151 dans le secteur 1. Aussi peut-on penser que cette année-là le 02132 a été un bon détecteur des pollens extérieurs à la population. A partir de l'analyse des génotypes des descendants :

On a pu vérifier la forte participation du 02151 à cette descendance, soit une distance de pollinisation de près de soixante-dix mètres. La pollinisation par des arbres extérieurs à

cette population, mais appartenant au type guinéen, a aussi été observée. Une population proche de celle que nous avons analysée doit exister dans cette forêt. La présence des différents allèles trouvés dans la descendance peut s'expliquer par l'intervention d'au moins cinq pollinisateurs, ce qui correspond à tous les arbres ayant fleuri cette année-là. Ces résultats montrent que des arbres fournissant très peu de fleurs sont tout de même capables de participer à la création de la génération suivante par leur pollen, même s'ils n'interviennent pas par leur production de fruits. Toutefois, de telles conditions favorisent les chances de réussite des pollens migrant depuis d'autres populations.

Voyons maintenant les informations complémentaires obtenues par l'étude des allèles d'incompatibilité.

b. Echanges observés par les allèles S

On étudie deux descendance provenant des graines récoltées sur des arbres de la population, déjà analysées pour leur polymorphisme enzymatique. Il s'agit des 02111FL et 02151FL. Grâce à l'étude des marqueurs enzymatiques, il est possible de distinguer les descendants hybrides de ceux provenant des fécondations par des pollens de la population elle-même. Nous présentons donc deux analyses distinctes. Les résultats sont récapitulés dans le tableau 2-5.

Dans la descendance du 02151, on a testé dix-sept arbres. L'un de ces arbres provient d'une pollinisation étrangère. Pour les seize arbres restants les groupes d'incompatibilité se répartissent de la façon suivante :

$$n = (1 \times 4) + (1 \times 3) + (3 \times 2) + (3 \times 1) = 16$$

soit huit groupes. A partir d'un tel échantillon, nous déduisons le nombre de groupes N et le nombre d'allèles Y, les plus probables, par la méthode que nous avons évoquée dans la première partie (1-II-B-3).

Tableau 2-5 : Résultats des analyses des groupes d'incompatibilité chez deux descendances de C.canephora de la forêt de l'Ira : Nombre de groupes observés, X0, et effectif par groupes. Les méthodes d'estimation du nombre de groupes, N, et du nombre d'allèles, Y, sont décrites en 1.II.B.

arbre mère		effectif	nombre	répartition	nombre	nombre
			groupes observés	des groupes	groupes estimés	allèles estimés
			X0		N	Y
02151	D	16	8	(1x4)+(1x3) +(3x2)+(3x1)	8-12	4-6
	H	1	1	1	1	1
02111	D	11	9+1	(1x2)+(8x1)+(2x1)*	---	5
	H	10	6+1	(1x4)+(5x1)+(2x1)*	10-15	5-7

* groupe particulier (voir texte)

H : hybrides intergroupes

D : descendants intrapopulation

Nous avons donc :

$$8 < N < 12 \quad \text{et} \quad 4 < Y < 6$$

Ce résultat implique que deux ou trois arbres, au moins, aient fourni les allèles S détectés. Un autre arbre a fourni le pollen étranger.

Dans la descendance du 02111, parmi les dix hybrides on a trouvé sept groupes : $(1 \times 4) + (5 \times 1) + (1 \times 2)$. Le dernier groupe est constitué d'un hybride et d'un descendant intrapopulation. En utilisation la formule précédente on obtient :

$$10 < N < 15 \quad \text{et} \quad 5 < Y < 7$$

Parmi les descendants intrapopulations, on relève dix groupes d'incompatibilité : $(1 \times 2) + (1 \times 2) + (8 \times 1)$. Le nombre d'allèles portés par les pollens de la population est important, il est au minimum de cinq (l'estimation par la formule précédente est mal adaptée dans le cas des petits effectifs avec un grand nombre de groupes). Au total, c'est au moins dix allèles qui ont été détectés dans cette descendance.

Il ressort de ces analyses :

- Le fait qu'un arbre de la population ait le même génotype d'incompatibilité qu'un arbre hybride implique qu'un même allèle existe dans la population de l'Ira et dans les formes introduites.

- puisqu'un groupe de quatre plantes a pu être constitué parmi les plantes hybrides, chez les formes introduites des plantations de cette région il existe un allèle avec une fréquence élevée.

- si un allèle existe avec une telle fréquence, nous aurions dû trouver deux groupes avec des effectifs importants, chacun porteur de l'un des allèles du pied-mère 02111. La faiblesse de l'effectif analysé explique, peut-être, une telle disparité.

Les plantes hybrides ne proviennent pas de la pollinisation par un arbre étranger unique. Au contraire, on voit que plusieurs arbres, trois à six au minimum, nécessaires pour fournir de cinq à sept allèles différents, ont participé aux pollinisations. Cette estimation ne pouvait pas être obtenue par l'analyse du polymorphisme enzymatique, car les seuls allèles polymorphes dans ces pollens étaient les allèles PGI1, mais avec deux formes seulement.

Nous avons ensuite testé les relations de compatibilité, non seulement entre les arbres-mères de la population, mais aussi entre les individus des deux descendance, et entre ces derniers et les arbres-mères.

Alors que les cinq arbres-mères testés de la population sont compatibles entre eux, nous avons trouvé des réactions d'incompatibilité entre un groupe de trois descendants de 02151 et le 02111. Ceci nous montre que 02111 et 02151 ont un allèle S en commun. Deux des trois arbres de ce groupe ne peuvent pas provenir d'une pollinisation par 02111, d'après leur génotype enzymatique. Le deuxième allèle S de 02111 se trouve aussi chez d'autres arbres de la population. Cet allèle pourrait être plus répandu que les autres dans la population.

En testant les descendance entre elles, on a pu trouver un groupe commun aux deux, confirmant ainsi la présence d'un allèle identique chez 02111 et 02151.

c. Bilan

Dans cette analyse, ce qui nous paraît le plus marquant, ce sont les différences observées dans la composition des descendance provenant de trois arbres pris dans des secteurs différents. Dans le secteur 1, où les arbres sont très proches les uns des autres, les arbres se pollinisent préférentiellement entre eux. En effet, un seul descendant provient d'un pollen étranger. Dans les deux autres secteurs, ceux du 02111 et du 02132, la pollinisation est beaucoup plus ouverte. Un quart à la moitié des descendants proviennent de pol-

lens étrangers. On retrouve ce même phénomène au niveau des échanges intrapopulations. L'arbre "isolé" (02111) a reçu plus de pollens différents qu'un arbre du secteur 1, où la densité de caféiers est forte.

Pour l'estimation du nombre d'arbres pollinisateurs, nous devons attirer l'attention sur le fait que, des arbres différents étant porteurs des mêmes allèles S, le nombre d'arbres pollinisateurs établi à partir des seules observations du nombre d'allèles S en jeu est sous-estimé.

Au total, en tenant compte des résultats obtenus par les deux méthodes, nous pouvons dire que tous les arbres porteurs de fleurs, même en très petite quantité, ont été des pollinisateurs efficaces. Ils sont bien plus nombreux que ceux qui ont porté aussi des fruits.

On en déduit que si la migration des graines paraît d'importance très faible, les mouvements du pollen sont très importants, déjà à l'intérieur d'une population, puisque la distance entre 02111 et les autres caféiers est de quarante mètres, et la distance entre 02131 et 02151 est de près de quatre-vingts mètres. Ils le sont encore plus quand on prend en compte les pollens étrangers, venant des plantations environnantes, donc parcourant au minimum un à deux kilomètres. Un tel transport suppose l'intervention des insectes.

La répartition spatiale des arbres nous paraît une donnée importante à connaître, car elle explique bien les différences de comportement observées entre arbres quant aux migrations polliniques, et donc l'hétérogénéité dans les échanges géniques intra et inter-populations.

Les modèles concernant les plantes pérennes devraient intégrer la structure spatiale des populations, car en fait le devenir d'un allèle, sa probabilité de réussite, est liée pour partie, à la position de cet allèle dans la population.

B. OBSERVATION DU POLYMORPHISME INTERNE DE LA POPULATION DE NDONGUE

Cette population de C. canephora, correspond à une forme de caféiers, nommés Caféiers de la Nana car un affluent de la Sangha, la Nana, passe très près du site reconnu de cette forme. Ce site est une forêt-galerie, près de Ndongué, dans la région Bouar-Carnot, au nord-ouest de la République Centrafricaine. Cette forme a déjà fait l'objet d'études (Borget et Drouillon 1954). Nous avons retrouvé la population d'origine lors de notre prospection de la Centrafrique (Berthaud et Guillaumet 1978).

Le matériel collecté a été transféré grâce à la multiplication végétative : il s'agissait des arbres adultes de la population et de quelques arbres plus jeunes. On a aussi recueilli des graines sur différents arbres. Chaque lot de graines récoltées sur un seul pied a donc donné naissance à des individus demi-frères. Malheureusement, aucun arbre ayant fourni des graines n'a pu être sauvé au cours des différentes manipulations de mise en place de la collection. Ces descendances, ou familles, sont au nombre de six, notées de '2' à '7', avec des effectifs de trois à vingt individus. On peut considérer ces familles comme appartenant à une génération différente.

Pour étudier la diversité de cette population on a d'abord observé et comparé le polymorphisme enzymatique des deux générations. On s'est intéressé ensuite aux caractéristiques de vigueur et de productivité. Il s'agissait de voir si, par l'exploitation de la diversité de cette population, il était possible de trouver des individus porteurs de capacités agronomiques intéressantes. C'était aussi une façon de tester les réactions de ces individus dans un milieu nouveau pour eux, de simuler en quelque sorte de nouvelles pressions de sélection sur ces caféiers et d'enregistrer leur comportement.

1. Echanges intra et inter-populations

a. Echanges observés par les marqueurs enzymatiques

L'étude du polymorphisme enzymatique de cette population

Tableau 2-6 : Génotypes PGD1 et PGM2 des pieds-mères des familles, déduits des génotypes des descendants, dans la population de Ndongué.

Pied-mère	'2'	'3'	'4'	'5'	'6'	'7'
PGD1	RR	RR	PR	PR	PP (PR)	PP (PR)
PGM2	FF	FF	FH	FH	HH (FH)	FF (FH)
effectif de la famille	15	8	5	20	3	4

Tableau 2-7 : Fréquences alléliques aux locus PGD1 et PGM2 pour différents groupes d'individus de la population de Ndongué.

catégorie		total population	P.M. des familles	population pollinique	familles	
		P.M.				
effectif gamétique		136	96	12	54-55 110	
PGD1	P	0,36	0,35	0,5	0,45	0,37
	R	0,64	0,65	0,5	0,55	0,63
PGM2	F	0,62	0,64	0,67	0,53	0,61
	H	0,38	0,36	0,33	0,47	0,39

P.M. : pied mère.

famille : individus demi-frères provenant d'un même pied-mère.

en relation avec celui des autres populations sera présentée dans le chapitre II. Pour le moment, nous voudrions seulement utiliser la diversité allélique de ces locus pour marquer les arbres et essayer d'en déduire le niveau des échanges géniques.

Dans cette population, trois locus sont monomorphes : PGD2, ICD et PGI1. Les six autres (ESTB, ESTA2, ESTA3, PGD1, PGM2 et PAC2) sont polymorphes. Cependant, l'imprécision de l'analyse des locus ESTB et ESTA2 et la faible fréquence d'apparition des allèles différents de l'allèle standard aux locus ESTA3 et PAC2 nous a fait retenir, pour l'étude, les locus PGD1 et PGM2. Ces locus présentent chacun deux allèles différents avec des fréquences comprises entre 0,3 et 0,7.

L'analyse des descendance permet de proposer un génotype PGD1 et PGM2 pour les pieds-mères (tableau 2-6). Quand les effectifs sont faibles les différents génotypes possibles ont été présentés, tel est le cas pour les pieds-mères '6' et '7'. Une fois les génotypes reconstitués, il est possible de calculer les fréquences alléliques de la population pollinique ayant participé à la création de ces descendance. Les effectifs sont trop faibles pour qu'on puisse comparer les fréquences parmi les descendance. Nous avons donc calculé les fréquences alléliques aux deux locus pour :

- . l'ensemble de la population
- . " des pieds-mères
- . les pieds-mères ayant produit les descendance étudiées
- . la population pollinique d'où proviennent les descendance
- . les descendance.

Les résultats sont présentés dans le tableau 2-7. On remarque la grande stabilité de ces fréquences dans toutes les catégories, à l'exception du groupe des pieds-mères ; dans ce cas, l'effet de l'échantillonnage doit être prépondérant car seulement six arbres ont été analysés.

Le fait que dans les descendance aucun allèle nouveau

n'ait été détecté ou perdu (à l'exception de ESTA3 : E qui n'a été trouvé que dans la population des pieds-mères, une seule fois, donc avec une fréquence de 1/86) montre que la population pollinique est très semblable à la population de départ. Cette population paraît en équilibre.

b. Echanges observés par les allèles S

Nous avons déjà décrit dans la première partie et à titre d'exemple, l'étude du nombre d'allèles S d'incompatibilité présents dans cette population. Il se situe entre 15 et 18, ce qui est plus élevé que dans la population de Côte d'Ivoire étudiée.

2. Polymorphisme pour les caractères de vigueur et de productivité

Les résultats de l'étude, basée sur l'analyse des familles et des pieds-mères de la population (68 génotypes au total), pour des caractéristiques beaucoup plus agronomiques, production et vigueur, ont été publiés (Berthaud et al., 1984). Nous rappellerons ici quelques points forts de cette étude et nous verrons comment ils peuvent servir à obtenir des informations sur le fonctionnement d'une population.

On a utilisé pour étudier cette population une série de descripteurs : caractères morphologiques et de production, dont la liste est fournie dans le tableau 2-8.

- Chez les individus de cette population, on a pu observer une grande diversité de formes. Elle s'exprime tant par la hauteur des arbres, qui varie de 0,92 à 1,99m à 4 ans, que par la forme des feuilles : on peut trouver des individus à petites feuilles, d'autres à feuilles très allongées, etc...

- La diversité se retrouve au niveau du caractère de fertilité ovulaire. Testée par le taux de graines caracoli, la fertilité varie d'une famille à l'autre, de $22 \pm 5\%$ pour la famille '3' à $42 \pm 6\%$ pour la famille '5'.

Tableau 2-8 : Liste des descripteurs utilisés dans l'analyse des individus de la population de Ndongué (R.C.A.).

descripteurs		date observation
H1	hauteur	6.1978
N01	nombre d'entre-noeuds orthotropes	" "
L01	longueur du rameau orthotrope	" "
LP1	" " plagiotrope	" "
NP1	nombre d'entre-noeuds plagiotropes	" "
LOF	longueur d'une feuille	" "
LAF	largeur " "	" "
D1	diamètre au collet	" "

N02	nombre d'entre-noeuds orthotropes	9.1978
L02	longueur du rameau orthotrope	" "
LP2	" " plagiotrope	" "
NP2	nombre d'entre-noeuds plagiotropes	" "

H3	hauteur totale	6.1979
N03	nombre d'entre-noeuds sur le rameau orthotrope	" "
L03	longueur du rameau orthotrope	" "
LP3	" " plagiotrope	" "
NP3	nombre d'entre-noeuds du rameau plagiotrope	" "
D3	diamètre au collet	" "

H4	hauteur totale	6.1981
C4	circonférence au collet	" "

PRD1	1ère production	1979
PRD2	2ème "	1980
PRD3	3ème "	1981
PRDT	production cumulée des 3 années	"
PCTC	pourcentage de fruits à 1 loge	"

• La production, bien que très variable d'un individu à l'autre, d'une famille à l'autre, est toujours inférieure à celle du témoin (un clone sélectionné de C. canephora) : 8 à 9 kg de cerises fraîches en trois ans pour les meilleurs, contre 23 kg pour le témoin. Les différences entre familles pour la productivité sont très fortes, tant pour la production moyenne par famille que pour la proportion de bons producteurs dans les familles. A l'exception d'un seul (NAO63), tous les géotypes bons producteurs ont le même parent maternel, le pied-mère '5'. La famille '5' a produit environ 50% de plus que la famille '3' et que les arbres transférés de la population par bouturage.

A partir de l'ensemble des descripteurs, à l'exception du pourcentage de graines caracoli (PCTC), par une analyse multivariée en composantes principales, on obtient une description beaucoup plus synthétique des résultats.

La figure 2-2 correspond à la représentation graphique de ces résultats. L'analyse porte sur les trois premiers axes (les trois premières valeurs propres correspondent à 63% de la variation).

La première composante combine essentiellement les caractères : hauteur H, diamètre au collet D3 et C4, production PRDT de façon additive

$$C1 = H1 + H3 + D3 + H4 + C4 + PRDT$$

Selon cet axe, les individus se classent d'après leur vigueur et leur productivité. La deuxième composante oppose le nombre d'entre-noeuds N et la longueur des rameaux L0. Elle fait aussi intervenir les dimensions des feuilles LF :

$$C2 = N01 - L01 + N03 - L03 + NP3 - LOF - LAF$$

C'est un axe où les arbres se répartissent selon leur forme, la longueur des entre-noeuds et les dimensions des feuilles. Les caractères de vigueur et de production n'interviennent pas sur cet axe. Il y

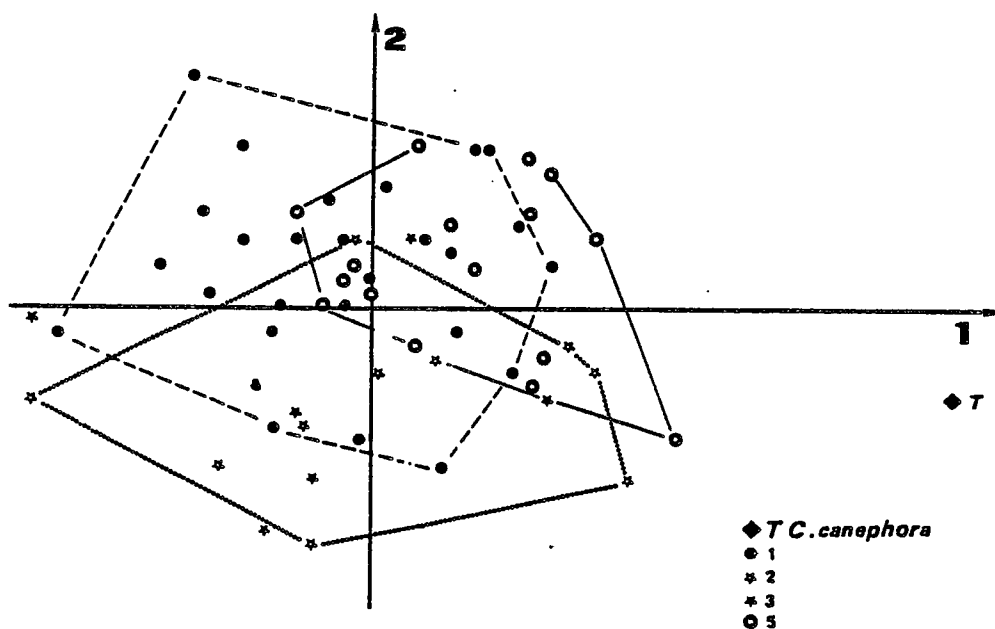


Fig. 2-2 : Projection sur le plan des axes 1 et 2 des points représentant les différents génotypes de caféiers de la Nana.

Population en place (●), famille '2' (☆), famille '3' (★), famille '5' (⊙),
témoin C. canephora (T).

a indépendance entre la forme de l'arbre et sa productivité. En revanche, il existe une liaison entre la longueur des entre-nœuds et la longueur des feuilles.

La troisième composante combine aussi des caractéristiques de la tige principale : les nombres d'entre-nœuds N et le diamètre au collet D_1 .

$$C3 = NO1 + NP1 + NO3 - D1$$

Il s'agit d'une description complémentaire de celle qui peut être faite sur l'axe 2.

Les principales remarques qu'attire l'observation de la fig. 2-2 (projection des points correspondant aux individus sur le plan des axes 1 et 2) sont les suivantes :

- Les arbres les meilleurs producteurs se classent dans la partie positive de l'axe 1. Ces arbres peuvent avoir de petites feuilles et des entre-nœuds courts, pour ceux placés au dessus de l'axe 1, ou des entre-nœuds plus longs et des feuilles plus grandes quand ils sont placés au-dessous de l'axe 1.

- La variabilité des arbres transférés de la population par bouturage (●), représentant donc les phénotypes actuels existant dans cette population, ne recouvre pas entièrement la variabilité trouvée dans les familles provenant des graines d'un même arbre de la population. Les familles '2' et '3' se recouvrent assez bien alors que la famille '5' est nettement décalée vers la droite, et au-dessus des familles '2' et '3'. Les arbres de la famille '5' sont plus vigoureux, meilleurs producteurs et souvent à entre-nœuds plus courts. On met en évidence un effet du parent maternel. Ces pieds-mères n'ayant pu être sauvés au cours du transfert en collection, on ne peut donc pas connaître leur position par rapport à l'ensemble des phénotypes observés.

3. Bilan

Dans cette population, pour les marqueurs enzymatiques, nous avons noté qu'il existe une grande stabilité entre les générations. Avec les caractères que nous venons d'analyser, vigueur et production, il n'en est plus de même. La représentation synthétique de la fig. 2-2 montre que la population de Ndongué, malgré sa diversité ne forme qu'un seul groupe ; on peut y trouver des intermédiaires entre toutes les formes extrêmes. Il y a donc un brassage génétique important mais il est intéressant de remarquer que la variabilité dans les différentes familles ne recouvre qu'assez mal la variabilité des arbres déjà en place dans la population. On peut penser que ces caractères de vigueur et de productivité présentent une étendue de variation beaucoup plus ample que ce qui a pu être observé dans les analyses enzymatiques. Dans ce cas, les différences observées entre familles viendraient en partie des différences entre les parents de départ, puisque nous admettons que la population pollinique a été la même pour tous les géniteurs.

Envisagé du point de vue du sélectionneur, les grandes différences de productivité entre plantes amèneraient à ne conserver que quelques arbres pour une nouvelle génération, en l'occurrence des arbres de la famille '5' ou '2'. Les quelques génotypes qui présentent ces caractéristiques de forte productivité dans les conditions de l'essai sont les mêmes qui auraient une valeur sélective supérieure si une modification du milieu apparaissait. On peut penser qu'un éclaircissement supérieur, produit par exemple par une chute d'arbre, rapprocherait les conditions de milieu de la population sylvestre de celles de l'essai agronomique. Dans ce cas, ces génotypes productifs auraient une bien plus grande valeur sélective que les autres. Ils prendraient une part prépondérante dans la création de la nouvelle population. On assisterait donc à un certain appauvrissement génétique de la population, puisque le nombre d'arbres efficaces de la population diminuerait.

Chapitre II

MISE EN EVIDENCE D'UNE STRUCTURE DANS LE POLYMORPHISME DE L'ESPECE

Les résultats présentés ci-dessous ont été obtenus par l'analyse électrophorétique de nombreux génotypes de C. canephora. Le matériel utilisé pour cette analyse provient :

- d'une part des populations sylvestres prospectées dans les différentes parties de l'aire de cette espèce, bien que certaines régions soient moins bien représentées que d'autres.

- d'autre part, de la collection de l'I.R.C.C. à Divo. L'abondance dans cette collection des formes introduites Robusta, permet de décrire la diversité des formes de la région d'origine des Robusta. Il est aussi possible de comparer entre eux les génotypes utilisés en sélection et de les situer par rapport à ceux des différentes populations sylvestres.

Pour l'exposé, par commodité, nous avons appelé population chaque groupe d'individus ayant une origine bien déterminée. Pour les "populations" de Côte d'Ivoire ou de Centrafrique (R.C.A.), il s'agit bien des arbres provenant des populations sylvestres. Pour la "population" Cameroun, c'est la totalité des individus de cette espèce prospectés dans différentes parties du pays (Anthony et al, 1983) qui a été prise en compte. Les Robusta Ebobo sont extraits de la collection I.R.C.C.. La "population I.R.C.C." est en fait le regroupement de tous les individus ayant été impliqués dans des essais agronomiques, à l'I.R.C.C., en Côte d'Ivoire.

Au total l'analyse porte sur quinze populations et un

**Tableau 2-9 : Paramètres génétiques calculés par les différentes populations
C.canephora (programme BIOSYS).**

pays	population	N	NTA	NLP	NMAP	NMA	PCP	HO	HE	HO/HE
	IRA 1	31	14	3	2,7	1,6	33,3	0,151	0,153	0,99
	IRA 2	25 (22)	20 (16)	8 (4)	2,4 (2,8)	2,2 (1,8)	77,8 (33,3)	0,191 (0,141)	0,200 (0,153)	0,96 (0,92)
	BAFINGDALA	19 (14)	21 (14)	9 (4)	2,3 (2,3)	2,3 (1,6)	88,9 (44,4)	0,304 (0,206)	0,284 (0,174)	1,07 (1,18)
	KOUIN	10	15	5	2,2	1,7	55,6	0,144	0,204	0,71
R	GBAPLEU	10	14	2	3,5	1,6	22,2	0,122	0,136	0,90
C										
I	LOGBONOU	26 (23)	18 (16)	7 (6)	2,3 (2,2)	2,0 (1,8)	55,6 (44,4)	0,111 (0,087)	0,159 (0,136)	0,70 (0,64)
	FOUROUGBANKORO	37	13	3	2,3	1,4	33,3	0,156	0,132	1,18
	MARAHOUÉ	22	15	4	2,5	1,7	44,4	0,172	0,179	0,96
	BOSSEMATIE	9	12	2	2,5	1,3	22,2	0,111	0,110	1,00
	EBOBO	30 (29)	17 (15)	6 (4)	2,3 (2,5)	1,9 (1,7)	44,4 (44,4)	0,111 (0,103)	0,169 (0,161)	0,67 (0,64)
R	DOUNBGA	9	17	5	2,6	1,9	55,6	0,136	0,176	0,77
C	LIBENGUE	45	18	7	2,3	2,0	22,2	0,077	0,078	1,00
A	NDONGUE	99	17	6	2,3	1,9	44,4	0,160	0,164	0,98
	CAMEROUN	16	16	6	2,2	1,8	65,7	0,146	0,259	0,56
	I.R.C.C.	83	26	9	2,9	2,9	88,9	0,260	0,329	0,79
	moyenne(CI. + RCA.)	27,7	15	4,3	2,5	1,7	37,9	0,139	0,150	0,93
	total	471	31	9	3,5	3,5	100			

NTA : Nombre total d'allèles
 NLP : " de locus polymorphes
 NMAP : " moyen d'allèles par locus polymorphe
 NMA : " " " par locus
 PCP : Pourcentage de locus polymorphes
 HO : Hétérozygotie observée
 HE : " estimée
 () : Calcul après élimination des hybrides intergroupes

effectif de 371 individus. La liste des populations et les effectifs par population apparaissent dans le tableau 2-9.

A. LA DIVERSITE GLOBALE ET SA REPARTITION

1. Diversité globale

Pour l'ensemble de la collection, tous les locus retenus sont polymorphes (tableau 2-9). Pour les neuf locus considérés, il a été trouvé un nombre total d'allèles (NTA) de trente et un, ce qui correspond à un nombre moyen d'allèles par locus de 3,5. Toutefois dans une population, on trouve en moyenne 15 allèles différents répartis sur les 2/3 des locus (5,5/9) et le nombre moyen d'allèles par locus polymorphe, NMAP, est de 2,5 soit les 2/3 du nombre moyen d'allèles par locus pour l'ensemble des collections. Nous verrons comment se répartit cette diversité par population et par pays dans un prochain paragraphe.

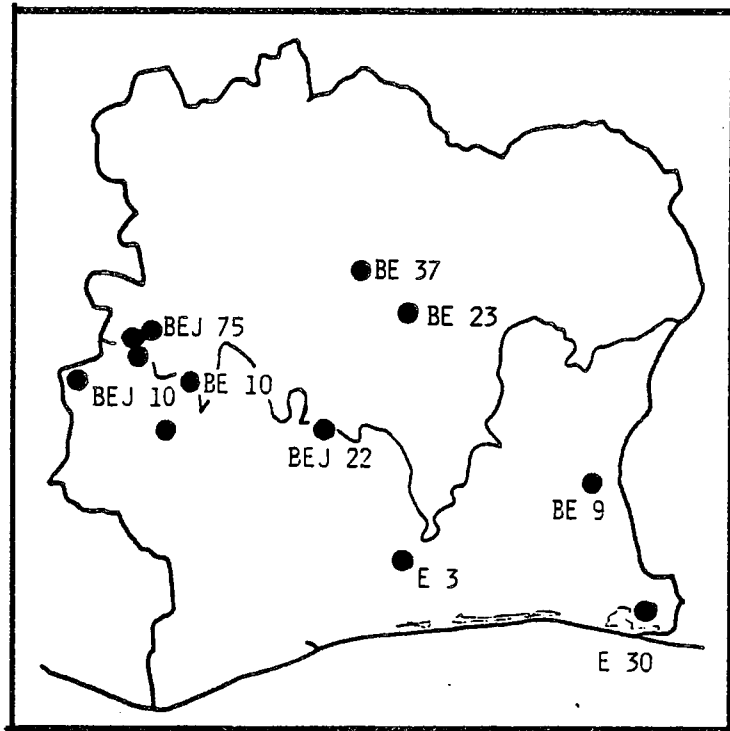
Dans les populations sylvestres on a, en moyenne, $H_0/H_E = 0,94$, donc un rapport très proche de 1. La fréquence observée des hétérozygotes est très voisine de celle attendue dans des populations panmictiques. Les exceptions proviennent de populations à faible effectif et des populations "composites" : Ebobo, Cameroun et IRCC.

La "population I.R.C.C." se distingue par le fait que le nombre total d'allèles est beaucoup plus élevé que pour les autres populations. Il est proche de celui obtenu pour l'espèce, dans son ensemble. Cette valeur élevée de NTA explique les fortes valeurs de H_0 et H_E dans cette "population".

2. Répartition de la diversité

Il est intéressant de voir comment se répartit cette diversité globale, à l'intérieur des populations et entre populations. Après avoir repéré les allèles rares, nous présentons les différents types de répartition géographique observés, et la qualité du marquage fourni par ces différents allèles.

A. PGD2



B. PG11

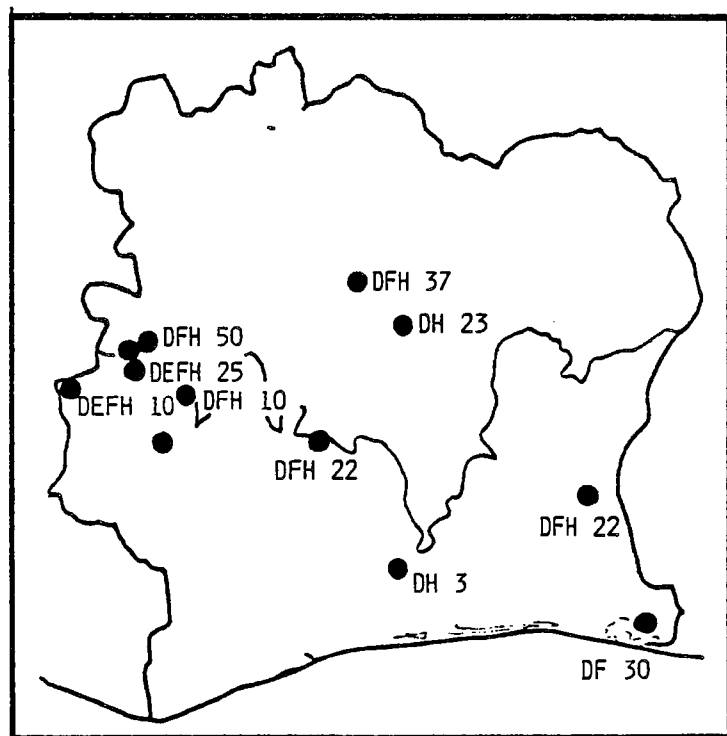


Fig. 2-3 : Répartition des allèles dans les différentes populations de cafiers *C. canephora* en Côte d'Ivoire et nombre d'individus analysés par population.

A- Au locus PGD2

B- Au locus PG11

Certains allèles n'ont été découverts que dans une ou deux populations. Nous les appelons rares, même si leur fréquence est importante dans la population considérée. Dans cette catégorie, nous avons pu repérer les allèles suivants :

ALLELE	POPULATION	FREQUENCE (population)
ESTB : I	Ebobo (RCI)	0,07
PGI1 : B	Libengé (RCA)	0,13
PGI1 : E	Ira2 (RCI)	0,28
PGI1 : E	Gbapleu (RCI)	0,10
PGM2 : O	Logbonou (RCI)	0,04
PAC2 : F	Maraoué (RCI)	0,27

La répartition géographique de la diversité présente les caractéristiques suivantes :

Dans certains cas, toute la diversité allélique d'un système enzymatique se trouve concentrée presque exclusivement dans une seule population. Pour les MDH, 25 des 29 Robusta Ebobo présentent des zymogrammes différents du Z. standard, alors que celui-ci est présent chez plus de 80% des arbres étudiés.

Pour d'autres enzymes, le nombre d'allèles est plus grand dans un pays que dans un autre. Au locus PGD2, on trouve trois allèles B, E, J en Côte d'Ivoire alors que chez toutes les formes du centre de l'Afrique, il n'existe que l'allèle E. Au locus PGI1, en Côte d'Ivoire il existe dans toutes les populations trois allèles D, F, H plus un allèle E, dans deux populations. En Centrafrique, et chez les formes de la région congolaise en général, il n'en existe que deux : D et F. On ne retrouve donc pas l'allèle H. L'allèle est différent d'une région à l'autre. La situation est très semblable pour les allèles du locus PAC2.

A l'intérieur d'un pays comme la Côte d'Ivoire, on peut aussi préciser la géographie des allèles des locus variables. Nous présentons dans la fig. 2-3A et B, la répartition géographique des

allèles PGD2 et PGI1. Pour les PGI1, à l'exception des Robusta Ebobo du sud-est de la Côte d'Ivoire, on trouve dans toutes les populations de ce pays les trois allèles D, F, H (l'allèle F n'a pas été repéré dans l'analyse des vingt-trois arbres de la population de Logbonou). L'allèle E n'existe que dans la région de Man. Pour les PGD2, les Robusta Ebobo n'ont qu'un seul allèle, E, alors que toutes les autres populations en ont deux : B et E. Le troisième allèle, J, a une distribution plus limitée, puisqu'on ne le trouve que dans l'ouest de la Côte d'Ivoire, depuis le parc de la Maraoué (NO6°54', WO6°12') jusqu'à la frontière de Guinée (NO7°34', WO8°18').

L'impression que l'on retire de l'observation de ces cartes est que la richesse allélique dans l'ouest de la Côte d'Ivoire est un peu plus importante que dans les autres régions. Nous ne pouvons pas plus affiner cette analyse car se pose un problème d'échantillonnage : les effectifs du sud et de l'est de la Côte d'Ivoire sont très faibles par rapport à ceux de l'ouest.

On peut donc utiliser ces différents allèles comme marqueurs géographiques. En fonctions des modalités de leur répartition, les allèles des différents locus permettent des marquages à des niveaux variés. Les allèles D et F d'ICD, comme les allèles PAC2, avec une répartition en deux groupes marquent les formes ouest-africaines et les formes centrafricaines. En revanche, des allèles avec une distribution limitée marquent des populations : c'est le cas de PGD2 : J ou PGI1 : E, en Côte d'Ivoire. La richesse allélique de PGD2 et PGI1 en Côte d'Ivoire permet de marquer les arbres. L'étude des relations génétiques entre les individus de la population de l'Ira, présentée dans le chapitre précédent, s'appuyait en premier lieu sur ces deux locus.

B. STRUCTURE DE L'ESPECE

1. Distances inter-populations

A partir de l'ensemble des fréquences alléliques, nous avons calculé les distances entre populations. Les distances utilisées

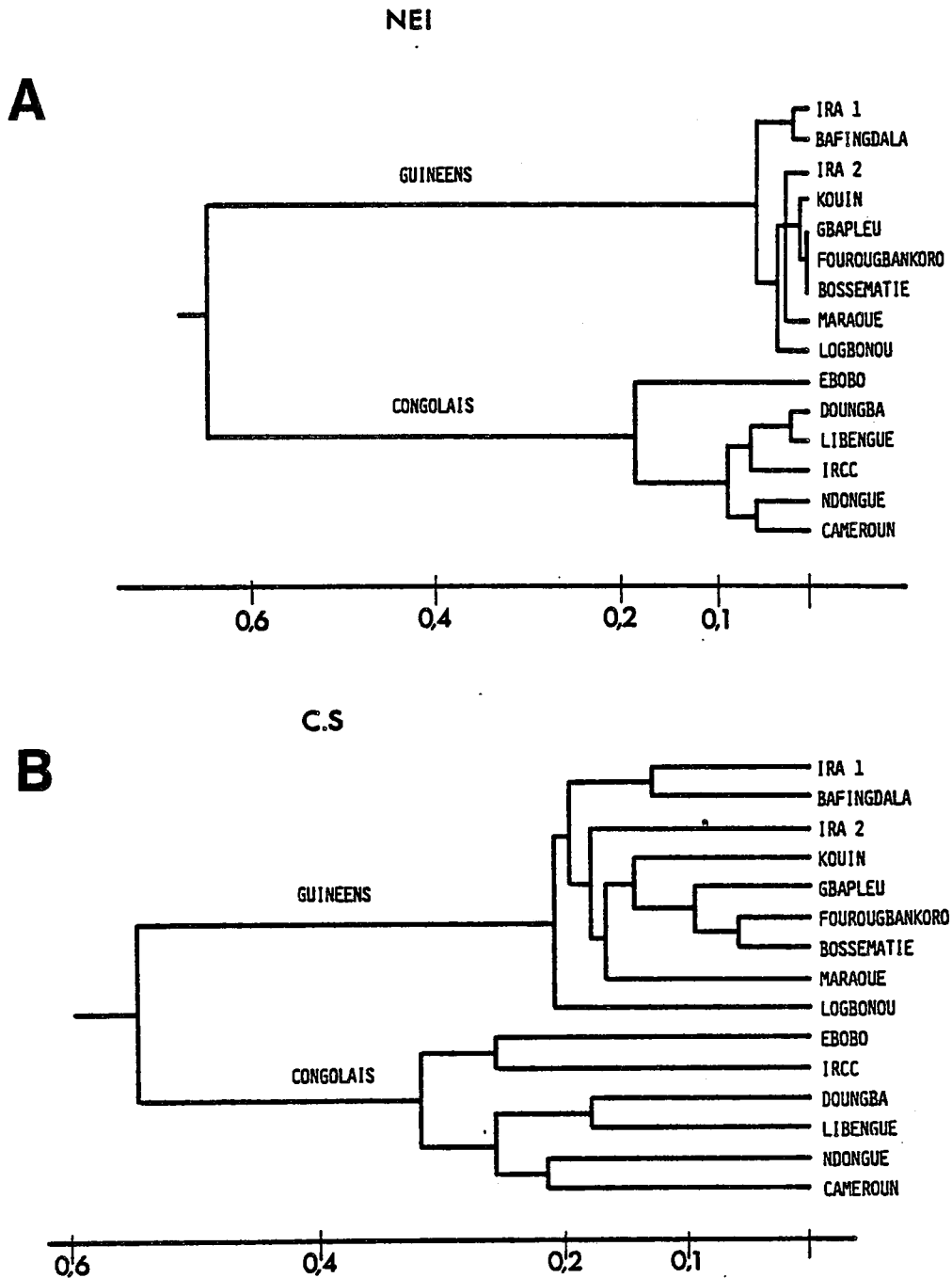


Fig. 2-4 : Organisation génétique de l'espèce *C. canephora*. Le dendrogramme est établi à partir des distances entre les populations représentant l'ensemble de l'aire de répartition.

A. Distance de Nei (1972)

B. Distance de Cavalli-Sforza (arc)

sont celles de Nei et celles de Cavalli-Sforza. Nous donnons en annexe les différentes matrices de distance interpopulations. Tels quels, ces tableaux ne nous sont que d'un faible secours pour la mise en évidence des différences entre populations ; une représentation synthétique est nécessaire. C'est cette représentation, sous forme de dendrogrammes, qui est proposée. Les dendrogrammes ont été établis sur la base des distances de Nei, standard et non biaisée, et des distances d'arc et de corde de Cavalli-Sforza. Pour la simplicité de l'exposé, nous ne présenterons que deux dendrogrammes, établis à partir d'une distance de Nei et d'une distance de Cavalli-Sforza (fig. 2-4A et B). L'algorithme de classement fait appel à la pondération (Sneath et Sokal, 1973), mais nous avons aussi testé d'autres algorithmes.

Les résultats obtenus avec les deux distances sont homogènes. On constate une partition en deux groupes :

- le premier est formé par toutes les populations de caféiers de Côte d'Ivoire, à l'exception des Robusta Ebobo.
- le deuxième renferme toutes les autres populations de caféiers.

Il est difficile de donner un sens aux regroupements formulés à l'intérieur du premier groupe. Ceci est dû à l'homologie entre ces populations, qui rend les regroupements très sensibles à la méthode de pondération dans le calcul des agrégations dans le dendrogramme. Nous constatons même que sortent regroupées les populations Gbapleu, Bossematié et Fourougbankoro, c'est-à-dire une population de l'ouest, une du centre et une de l'est de la Côte d'Ivoire, ce qui confirme la grande homologie des populations de ce pays. Il n'y a pas de structuration géographique.

En revanche, la structuration à l'intérieur du deuxième groupe pose peu de problèmes d'interprétation :

- les caféiers de la Nana (Ndongué) sont plus proches de ceux du Cameroun que des deux autres populations de R.C.A., très voisines entre elles.

• la population Robusta Ebobo se détache nettement des autres populations, à l'intérieur de ce groupe.

Ces résultats sont obtenus par les deux méthodes de mesure de distance. La différence observée entre les deux regroupements provient du rapprochement de la collection I.R.C.C. des populations de RCA, quand on utilise la distance de Nei, de la population Ebobo dans l'autre cas. Loin d'apparaître comme une anomalie, cette différence entre les méthodes permet de mieux apprécier l'incertitude de classement de cette "population", qui est formée, comme nous l'avons déjà dit, par le regroupement de nombreuses origines différentes et brassées, dont des Robusta Ebobo et beaucoup du centre de l'Afrique, du Zaïre tout particulièrement.

A l'intérieur des formes du deuxième groupe, la population Robusta Ebobo garde toute son originalité et l'incertitude de sa provenance réelle : spontanée ou formée d'arbres introduits de la première heure ?

Du point de vue du vocabulaire, nous avons déjà proposé d'attribuer les dénominations de "guinéen" et de "congolais" aux deux groupes (Berthaud 1983). Ces termes sont proposés à partir de la distinction que font les botanistes entre flores guinéenne et congolaise, et non pas en fonction de la provenance géographique précise des populations.

2. Distances entre individus

A partir du fichier de données, où les variables sont les allèles des différents locus, prenant les valeurs 0,1,2, selon le génotype considéré, nous avons réalisé plusieurs analyses factorielles des correspondances.

La première utilise tous les individus de toutes les populations et tous les allèles repérés, y compris ceux des MDH, moins bien connus. Pour cette analyse le nombre de variables est de quarante. Le programme offre la possibilité d'intégrer des "individus" ou

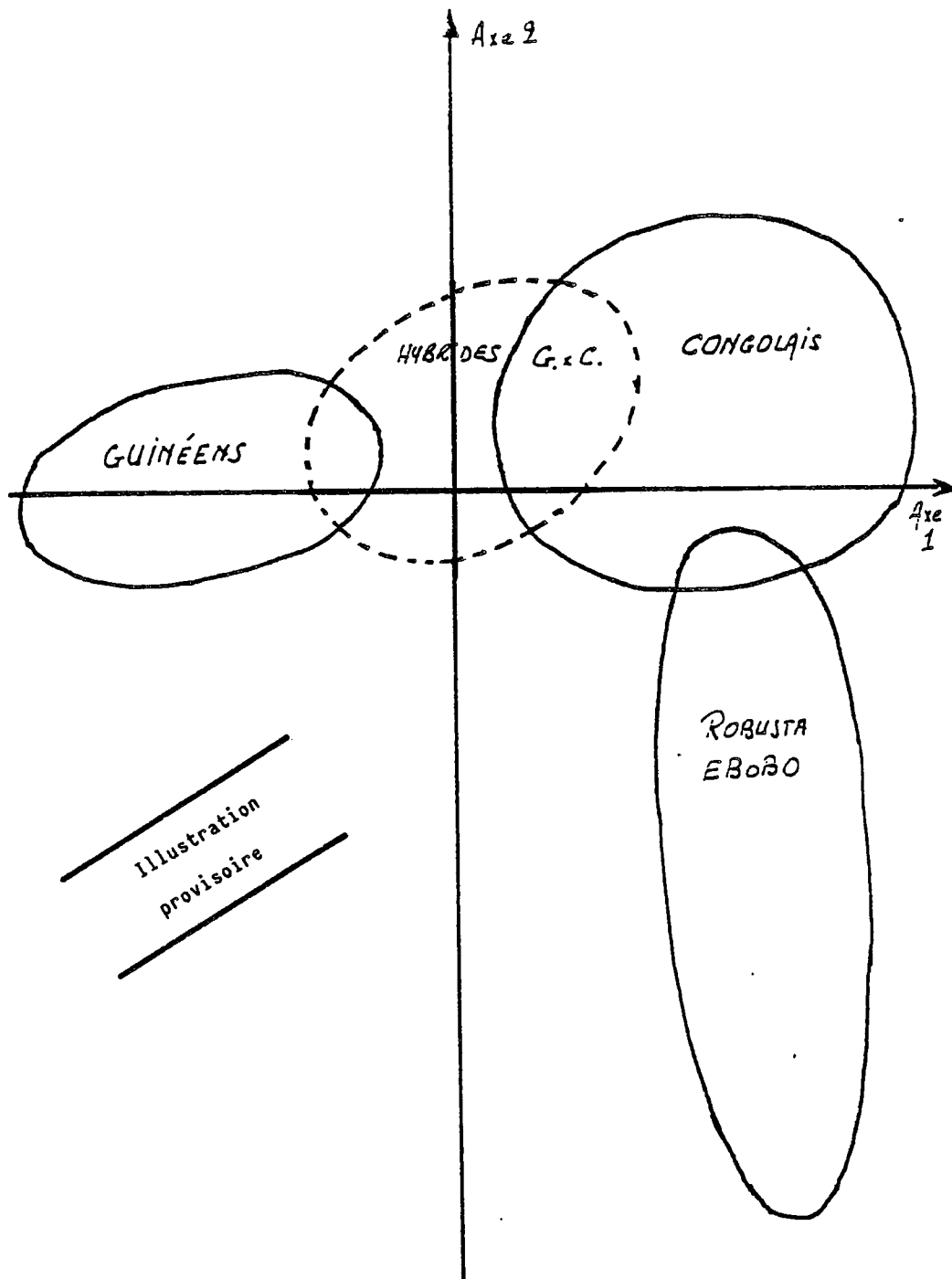


Fig. 2-5 : Analyse factorielle des correspondances. Projection sur le plan des axes 1 et 2 des points correspondant aux différents génotypes.

des "variables" supplémentaires ; aussi, avons nous refait plusieurs analyses pour évaluer le poids que représentaient certains individus, populations ou variables.

Les résultats obtenus dans la première analyse montrent une bonne organisation des populations (fig. 2-5) : les trois premiers axes de l'analyse correspondent à 40% de la variabilité globale dont 21% pour le premier axe et 12% pour le deuxième.

Le premier axe est constitué par les oppositions entre allèles pour différents enzymes.

	partie négative de l'axe	partie positive de l'axe
PAC2 :	E (0,41)**	H (0,55)**
ICD :	D (0,42)**	F (0,58)**
PGD1 :	P (0,50)**	R (0,50)**

* * fréquence de l'allèle pour la totalité des populations.

Cette organisation est constituée par les allèles très fréquents des populations et non par quelques formes rares. Une telle structure montre qu'il existe deux groupes chacun ayant fixé l'un des allèles possibles pour ces locus. Cet axe correspond à la séparation des groupes guinéen et congolais.

Le deuxième axe n'est pas constitué par l'opposition d'allèles des mêmes enzymes, mais par certaines formes alléliques particulières, pour la plupart caractéristiques des formes Robusta Ebobo : ESTB : B, PAC2 : B, MDH1 : W, MDH2 : O. Nous pouvons dire que l'axe 2 est typiquement celui des "Ebobo", ce qui se traduit par une grande dispersion des Ebobo le long de cet axe et par un groupement très fort des autres populations tant de Côte d'Ivoire que du centre de l'Afrique.

Les résultats de cette analyse peuvent être récapitulés de la façon suivante : on retrouve bien l'organisation déjà perçue dans les analyses de distances génétiques, qui ne faisaient pas intervenir

les allèles MDH. La première partition reprend les deux groupes guinéen et congolais, la deuxième, la distinction entre les Robusta Ebobo et tous les autres.

Pour mieux étudier l'organisation des populations sauvages nous avons réalisé d'autres analyses.

- L'une avec les populations Robusta Ebobo et IRCC, considérées comme individus supplémentaires,
- Une autre identique à la précédente, mais avec tous les allèles MDH utilisés comme variables supplémentaires.

Ces analyses font apparaître une structuration encore plus forte : près de 50% de la variabilité se trouve sur les trois premiers axes, dont 30% sur le premier.

Sur le premier axe on retrouve les groupes constitués lors de la première analyse. Sur le deuxième axe disparaît bien évidemment l'originalité des Robusta Ebobo, mais cet axe continue à être organisé à partir d'allèles particuliers des MDH, MDH2 : G et MDH2 : H.

Les analyses ont été poursuivies à l'intérieur des groupes guinéen et congolais par la même technique. Dans le cas du groupe guinéen, on ne trouve aucune structure : les cinq premiers axes expliquent à peu près tous la même part de variabilité, de 10 à 14% par axe. Le groupe guinéen est donc homogène. En revanche, le groupe congolais est beaucoup mieux structuré avec 47% de la variabilité en trois axes, dont 19% pour le premier axe. Sur le premier axe, c'est la séparation entre les caféiers de la Nana et les autres populations de Centrafrique qui est nette.

On retrouve par une autre technique les mêmes résultats que ceux observés par les mesures de distances interpopulations :

- une grande homogénéité des populations de Côte d'Ivoire,
- une distinction entre caféiers de la Nana (Ndongué) et les deux autres populations de Centrafrique.

C. LES GROUPES FORMES ET LA COLLECTION I.R.C.C.

Nous avons vu que le classement des individus dans les groupes se fait sur la base de la présence de certains allèles à quelques locus, caractéristiques de ces groupes. Cependant, dans l'analyse factorielle des correspondances, certains individus occupent une position intermédiaire, réunissant dans leur génome un allèle de chaque groupe, et cela pour tous les locus caractéristiques. On doit donc leur donner le statut d'"hybrides intergroupes".

Ces hybrides proviennent, pour quelques-uns, des populations sylvestres de Côte d'Ivoire, et pour les autres de la collection I.R.C.C.. Nous avons fait l'hypothèse, qui sera argumentée au cours de la discussion, que dans le cas des populations sylvestres, il s'agit de l'hybridation des caféiers sylvestres par des caféiers des plantations environnantes dont le fonds génétique est, en Côte d'Ivoire, composé en grande partie de caféiers introduits du centre de l'Afrique. Nous sommes donc dans une situation privilégiée où il nous est possible de détecter les échanges génétiques entre caféiers des populations sylvestres et ceux des plantations. C'est cette situation que nous avons exploitée lors de l'étude de la population de l'Ira (Côte d'Ivoire).

Nous voudrions revenir sur le contenu de la collection I.R.C.C.. Par les mesures de distances génétiques, nous avons constaté que cette "population" se rapprochait, soit des Robusta Ebobo, soit des populations de Centrafrique. De toute façon, elle est bien à sa place dans le groupe congolais au sens large. Par l'analyse factorielle des correspondances, on a pu localiser les individus, ou clones, par rapport aux groupes, en fonction de leurs coordonnées sur les axes. Quelques arbres appartiennent au groupe guinéen, nous en avons répertorié cinq seulement : IF155, IF197, IF212, IF394 et IF410. On trouve un ensemble d'arbres appartenant aux Robusta Ebobo ou aux formes intermédiaires entre Robusta Ebobo et congolais, nous en avons dénombré vingt-trois. Les formes du groupe congolais sont au nombre de quarante, c'est-à-dire 50% de l'effectif analysé. Il reste douze arbres qui se classent dans le groupe intermédiaire, déjà décrit, des

"hybrides intergroupes".

Notre démarche a consisté à analyser les populations sylvestres de l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce C. canephora, précisant ainsi la structure de cette espèce, puis à comparer la diversité de ces populations avec celle de la collection de l'I.R.C.C.. Ces étapes dans l'analyse permettent une bonne approche de la richesse génétique d'ensemble.

Les observations qui nous paraissent déterminantes, et qui démontrent bien les possibilités de l'analyse du polymorphisme enzymatique par électrophorèse, sont la reconnaissance de la structure de l'espèce en deux groupes et celle de la présence d'un groupe intermédiaire, celui des "hybrides intergroupes", tant dans les populations sylvestres que dans la collection I.R.C.C..

Sans pour autant anticiper sur la discussion de la quatrième partie, signalons, dès à présent, que parmi les hybrides intergroupes, comprenant seulement douze individus sur les quatre-vingts analysés dans la collection, figurent quatre des six meilleurs clones de l'I.R.C.C., diffusés en Côte d'Ivoire.

Chapitre III

CONFIRMATION DE LA STRUCTURE DE L'ESPECE

Dans l'espèce C. canephora, nous avons défini une structure en deux groupes. La répartition des arbres entre les deux groupes ne se confond pas avec la répartition Kouilou-Robusta évoquée dans la première partie. Le groupe congolais reprend les formes Robusta mais aussi les Kouilou vrais, de la région Gabon-Congo. Le groupe guinéen se superpose aux Kouilou de Côte d'Ivoire. L'appartenance à l'un ou l'autre groupe ne peut donc être décidée qu'après analyse par électrophorèse, et non par la seule connaissance de l'indication de forme, qui se trouve dans les fichiers de collection.

Avec cette nouvelle information sur l'ensemble des arbres en collection, il est possible d'aborder l'étape suivante et de vérifier que pour d'autres caractères l'originalité de chacun des groupes est aussi affirmée que celle découverte avec les marqueurs enzymatiques. Nos observations portent sur les caractères concernant la morphologie et la phénologie de ces plantes, les caractéristiques des graines : granulométrie et teneur en caféine, et aussi la résistance aux rouilles. Les relations entre ces groupes sont abordées par l'étude de la vigueur des "hybrides intergroupes".

A. PAR LES CARACTERES BIOLOGIQUES

1. Morphologie - Phénologie

On distingue bien en collection les formes guinéennes des hybrides intergroupes, détectés par électrophorèse. Nous n'avons pas pu faire d'observations morphologiques ayant une valeur statistique permettant de décrire les différences entre les deux groupes de caféiers congolais et guinéen. Rappelons ici nos principales observations qualitatives concernant les types des différents groupes.

Guinéen :

Petits arbres, port à tendance unicaule, ramifications secondaires sur les rameaux plagiotropes, feuilles petites, petits fruits et petites graines. Floraison précoce, c'est-à-dire en début de saison sèche : novembre-décembre. Maturité des fruits précoce : octobre-novembre.

Congolais :

Grands arbres, rameaux plagiotropes peu ramifiés, grandes feuilles, gros fruits, grosses graines. Floraison tardive : janvier-février. Récolte également plus tardive : novembre-décembre.

Robusta Ebobo :

Grands arbres, grandes feuilles, rameaux plagiotropes à double arcure, gros fruits, grosses graines. Floraison très tardive en début de saison des pluies : mars-avril à Man. L'époque de floraison peut être inversée, elle a alors lieu en petite saison sèche, en Août.

Cette classification en trois groupes est donc bien nette au niveau morphologie et phénologie. Cependant la grande diversité trouvée chez les caféiers de la Nana, permet difficilement de les situer par rapport à ces groupes. C'est peut-être là l'originalité des caféiers de cette région (Cameroun-ouest R.C.A.).

2. Relations intergroupes

Pour aborder ces relations, nous avons étudié plusieurs descendancee représentant différentes situations de confrontation entre formes.

Nous avons estimé les performances, pour les caractéristiques de croissance en ombrière, des individus provenant de croisements contrôlés intragroupes, entre groupes, ou entre un groupe et un hybride intergroupe. Simultanément, nous avons comparé à l'intérieur d'une descendance (graines du 02132 de la forêt de l'Ira) le comportement des individus issus de pollinisations intrapopulation et de leurs demi-frères "hybrides intergroupes" détectés par électrophorèse). Ce travail a été réalisé en collaboration (Parot, Berthaud 1983).

Les croisements contrôlés sont de trois types :

a) Croisements intrapopulation Ira (Côte d'Ivoire)

F539	02151x02158	52 plants
F540	02159x02151	32 "
F541	02159x02158	56 "
F542	02160x02151	58 "
F543	02158x02160	20 "
F544	02160x02159	56 "

b) Croisements intergroupes Côte d'Ivoire par Centrafrique

F545	02158x02510	53 plants
------	-------------	-----------

c) Croisement en retour entre un "hybride intergroupe" de la forêt de l'Ira 02111FL, et un arbre de la même population

F538	02151x02111FL	58 plants
------	---------------	-----------

Les descripteurs retenus sont : la hauteur, le diamètre au collet et le nombre d'étages de rameaux plagiotropes.

Parmi les cinquante-trois plants de la descendance 02132FL, analysés par électrophorèse, les onze individus "hybrides intergroupes" repérés sont significativement plus hauts et ont un diamètre au collet plus grand que les autres.

	Hauteur (cm)	Diamètre (mm)	
\bar{x} hybrides	79,5 \pm 10,0	11,08 \pm 1,6	n = 11
\bar{x} population	72,3 \pm 13,5	10,06 \pm 1,6	n = 39

Pour situer ces "hybrides", par rapport aux autres croisements, nous les avons considérés comme une famille, et joint aux huit autres. L'analyse en composantes principales sur cet ensemble d'individus, à partir des trois variables décrites permet de trouver un premier facteur qui correspond à la vigueur, et un deuxième facteur lié au nombre de rameaux plagiotropes. Une analyse de variance réalisée sur les coordonnées du premier axe pour les neuf familles montre que ces familles sont significativement différentes.

La plus vigoureuse de toutes les familles est la F545, c'est-à-dire celle qui provient du croisement inter-groupes et présente la même vigueur que les "hybrides intergroupes" repérés dans la descendance du 02132. En revanche, la F538, correspondant au croisement en retour entre un "hybride intergroupe" et un arbre de la population, ne se place qu'au milieu de la série. L'effet d'hétérosis est donc très vite dilué, très instable.

Nous avons voulu voir si ces comportements se retrouvaient une fois les arbres installés en champ. Nous avons donc observé deux autres descendance provenant de la même population de la forêt de l'Ira : 02111FL et 02151FL. Pour la simplicité de la démonstration, nous n'avons retenu qu'un seul caractère : la hauteur des plantes.

Pour la descendance 02151FL les mesures de hauteur ont fourni les résultats suivants :

x hybride	270cm	n = 1
\bar{x} population	196 ± 27 cm	n = 10*

* les autres descendants ne peuvent être comparés pour leur hauteur, ayant été installés en champ deux ans après.

Pour la descendance 02111FL :

\bar{x} hybrides	195 ± 43 cm	n = 10
\bar{x} population	149 ± 39 cm	n = 13

La différence est donc bien nette entre ces deux types de descendants "hybrides intergroupes" et "population".

Dans la collection où se trouvent ces hybrides, on avait installé, la même année que la descendance 02111FL, des plants représentants des populations de RCA. La moyenne de hauteur de ces arbres est de :

$$\bar{x} = 172 \pm 33 \text{ cm (n = 35)}$$

Au champ aussi, les descendants "hybrides intergroupes" ont donc une hauteur supérieure à celle des arbres appartenant aux deux groupes.

On peut donc estimer que les groupes définis précédemment ont bien une existence propre puisque les croisements intragroupes donnent des individus différents de ceux obtenus par des croisements intergroupes.

B. PAR LES REACTIONS FACE AUX ROUILLES

Nous aborderons ici principalement l'étude de la confrontation de C. canephora avec la rouille orangée.

Tableau 2-10 : Comportements en champ face à H. vastatrix, des C. canephora provenant des prospections en Côte d'Ivoire, mis en collection à la station de MAN (Côte d'Ivoire)

région de provenance	identification population	nb.individus en collection	nb.individus sensibles
OUEST	IRA 1	35	29
	IRA 2	17	2
	BAFINGDALA	24	17
	GBAPLEU	10	4
CENTRE-NORD	FOUROUGBANKORO	38	34
	LOGBOMOU	28	21
CENTRE	MARAHOUÉ	21	18
EST	BOSSEMATIE	9	9
total		182	134

1. Réactions des arbres des populations sylvestres, observés en champ

Dans le groupe guinéen, représenté en collection par les populations de Côte d'Ivoire, la fréquence des arbres sensibles (73%) est très importante. Elle ne dépend pas de l'origine géographique de ces populations, pourtant prélevées dans des zones écologiques très différentes (tableau 2-10).

Dans le groupe congolais, seuls les caféiers de la Nana ont été observés. Dans l'essai agronomique, sur les soixante-huit génotypes mis en place, sept, soit 10% sont attaqués. A l'époque des observations les arbres connus comme sensibles dans les collections étaient bien infectés par la rouille, c'était notamment le cas du clone C. canephora IF107, témoin de l'essai. Les huit arbres de ce clone étaient infectés. On ne peut relier la sensibilité à une descendance particulière, les arbres sensibles se recrutant dans toutes les descendance. Cette population présente une bonne résistance globale au parasite, en nombre d'arbres, alors que la majorité des populations de Côte d'Ivoire contient un grand nombre d'arbres sensibles.

On peut penser que la fréquence d'arbres sensibles est différente dans un groupe et dans l'autre, mais des exceptions doivent être relevées. En effet, une population, celle de la forêt de l'Ira (Ira 2), se distingue par la forte proportion de plantes résistantes qu'on y trouve : 15/17. Les plantes provenant de graines récoltées sur ces mêmes arbres dans la population d'origine sont aussi, dans leur grande majorité, résistantes. Ce caractère de résistance est donc presque fixé dans cette population. Les deux populations Ira 1 et Bafingdala sont très proches géographiquement de la précédente mais ont un taux d'arbres résistants très faible.

2. Réactions dans les descendance en ombrière

Ces tests ont été faits à partir d'arbres de la population de l'Ira, soit résistants : 02151, 02159, 02160, soit faiblement sensibles (02158). Deux autres descendance sont obtenues par croisement avec un hybride intergroupe, ou un arbre du groupe congolais. Les com-

Tableau 2-11 : Résultats des observations en ombrière sur les descendants des croisements entre arbres de la population de l'Ira pour leur comportement face à H. vastatrix.

	02151	02158	02159	02160
02151		60	26	60
02158	94		56	27
02159	92	75		37
02160	87	83	89	

au dessus de la diagonale : effectif observé

au dessous : pourcentage d'arbres résistants.

binaisons réalisées (F538 à F545) ont été définies dans un paragraphe précédent.

Dans tous les croisements on a pu repérer au moins quelques individus sensibles (tableau 2-11). Il existe donc, pour ce caractère, une certaine hétérozygotie parmi les arbres de cette population. Dans les combinaisons où intervient le 02158, faiblement sensible, la fréquence d'individus sensibles est de 17 à 25%, de 23% pour la combinaison intergroupe F545. Elle est plus forte que pour les combinaisons avec d'autres géniteurs, où cette fréquence varie de 6 à 13%.

La sensibilité, exprimée en fréquence d'arbres sensibles, est plus facilement héritée que la résistance, ce qui fait que la confrontation entre les groupes ne s'accompagne pas d'une augmentation de la fréquence des individus résistants.

3. Réactions des arbres de la collection I.R.C.C.

Les tests ont été faits à Man où seulement une partie de la collection I.R.C.C. a été transférée, ce qui explique que les résultats (tableau 2-12) ne portent que sur un nombre de clones assez limité. Le groupe d'origine de ces clones a été déterminé après analyse enzymatique.

Un quart seulement de ces clones est sensible à H. vastatrix. Les arbres du groupe congolais (y compris les Robusta Ebobo) sont résistants à ce parasite, à une exception près. Les arbres sensibles proviennent du groupe guinéen et des hybrides intergroupes. On confirme ainsi l'échelle de sensibilité des différentes origines des caféiers, proposée par Portères (1959) où les plus résistants sont les Robusta Ebobo et les provenances du Zaïre, les plus sensibles celles de Côte d'Ivoire. On montre aussi que la sensibilité des arbres du groupe guinéen se retrouve chez les hybrides intergroupes.

Ces clones ont montré des comportements différents face à la rouille farineuse (H. coffeicola), mais toujours marqués par l'ap-

Tableau 2-12 : Réactions de sensibilité aux rouilles Hemileia vastatrix (H.V.) et H.coffeicola (H.C.) des clones de l'I.R. C.C. à la station de MAN.

groupe	H.V.	H.C.	effectif
Guinéen	1	0	2
Congolais	1	0	4
Robusta Ebobo et Intermédiaires	0	3*	8
Hybrides intergroupes	3**	0	5
total	5	3	19

- * les arbres sensibles à H.C. sont des Robusta Ebobo.
 ** le IF126 qui a été noté résistant dans cette notation s'est révélé sensible par ailleurs.

partenance à l'un ou l'autre des groupes. Les réactions aux deux espèces de rouille sont indépendantes et confirment la structure en groupes précédemment décrite.

C. PAR LES CARACTERES TECHNOLOGIQUES

1. Granulométrie

A partir des données recueillies pendant plusieurs années en Côte d'Ivoire, sur différentes stations de l'I.R.C.C., pour la granulométrie des arbres en essai, nous présentons le tableau 2-13. Ces résultats montrent bien la faible granulométrie dans le groupe guinéen. Les congolais ont des granulométries bien supérieures et les valeurs trouvées pour les hybrides intergroupes se situent entre celles de deux groupes. Une certaine hétérogénéité peut être relevée dans le groupe congolais puisque les caféiers de la Nana, qui font partie de ce groupe, ont en moyenne un poids de cent graines de $9,0 \pm 1,9$ g. L'étendue de variation est de 5,0 à 13,8 g. Ce sont des valeurs que l'on s'attendait plus à trouver dans le groupe guinéen.

2. Teneur en caféine

Chez C. canephora, la teneur moyenne de l'ensemble des collections établies en Côte d'Ivoire est de $2,5 \pm 0,4\%$ M.S. (pour 163 génotypes différents). Nous avons montré (Charrier et Berthaud 1975) qu'il existe une différence pour la teneur en caféine entre les Robusta (2,4 à 2,6% M.S.) et les Kouilou spontanés de Côte d'Ivoire (2,8% M.S.). Nous savons maintenant que ces Kouilou sont des représentants des formes guinéennes alors que les Robusta appartiennent au groupe congolais. Le résultat peut donc se lire comme l'expression d'une différence supplémentaire entre les deux groupes guinéen et congolais.

Les caféiers de la Nana, autres représentants du groupe congolais, ont des teneurs moyennes de $2,3 \pm 0,3\%$ M.S. ($n = 96$) (Berthaud et al., 1984), donc équivalentes aux teneurs déjà déterminées pour ce groupe. Signalons, en outre, la grande variabilité à

Tableau 2-13 : Granulométrie comparée des différents groupes de caféiers (d'après les données I.R.C.C.).

groupe	$\bar{x} \pm s^{(1)}$	effectif
Guinéen	10,5 \pm 0,0	2
Congolais	16,0 \pm 1,4	5
Robusta Ebobo et intermédiaires	16,9 \pm 2,5	10
Hybrides Intergroupes	12,8 \pm 0,6	3

(1) écart-type de la distribution des moyennes.

l'intérieur de tous les groupes. Les teneurs extrêmes pour les caféiers de la Nana sont 1,6 et 3,1% M.S.. Pour l'ensemble de la collection l'étendue de variation est encore plus large. Les différences observées entre les groupes ne doivent pas faire oublier les larges possibilités de variations à l'intérieur de chacun des groupes. Cette situation est favorable à la mise en place d'une sélection sur ce critère. Au total, avec le caractère teneur en caféine, la structure en groupes se renforce, même si elle est en partie masquée par la diversité interne des populations.

D. BILAN DE L'ANALYSE DES POPULATIONS C. CANEPHORA

Le résultat le plus marquant a été obtenu par l'analyse du polymorphisme enzymatique. Il existe deux groupes chez cette espèce : le groupe guinéen et le groupe congolais. Le groupe congolais pourrait présenter une structure propre, mais l'analyse est actuellement limitée par la disponibilité du matériel provenant des prospections.

L'étude du polymorphisme interne des populations nous a permis de montrer la facilité des échanges génétiques entre les arbres d'une même population et entre les populations. C'est un système qui permet de stocker une variabilité importante à l'intérieur de chaque population. Un modèle d'évolution des populations en petits isolats conviendrait mal aux caféiers, tout au moins aux C. canephora de Côte d'Ivoire. L'importance de la position des arbres comme "modulateur" de ces échanges génétiques a été bien mise en évidence.

L'existence des groupes, découverte par l'analyse du polymorphisme enzymatique, a été confirmée par les analyses sur d'autres caractéristiques des caféiers. Ces différences entre groupes peuvent s'interpréter comme une complémentarité possible entre ceux-ci. C'est une situation à exploiter dans le schéma d'amélioration de cette espèce. Les derniers résultats présentés sont une nouvelle lecture des résultats obtenus avant de connaître cette structure. De nouvelles analyses, destinées à tester avec plus de minutie les particularités de chacun des groupes, devraient être envisagées.

Troisième partie :

Structure de quelques autres espèces de caféiers



Troisième partie

STRUCTURE DE QUELQUES AUTRES ESPECES DE CAFEIERS

Les résultats des observations sur C. canephora viennent d'être présentées. Il est intéressant de voir maintenant ce que les autres espèces de caféiers ont en commun avec C. canephora et ce qui les singularise.

On étudiera dans ce chapitre la répartition des différentes espèces et populations pour essayer d'en dégager leurs caractéristiques. Nous décrirons ensuite la diversité des espèces de caféiers, en tenant compte des nombreuses synonymies existantes et des confusions concernant certaines formes ou espèces. L'analyse des polymorphismes intraspécifiques permettra de tester la généralité de la présence de groupes différents, chez des espèces autres que C. canephora.

L'organisation des populations et leur polymorphisme interne seront analysés chez trois espèces : C. stenophylla, C. liberica, C. humilis.

Cette connaissance des espèces et des populations permettra de décrire différents mécanismes de dispersion qui ont été découverts chez les caféiers, et de voir comment ils contribuent aux échanges génétiques.

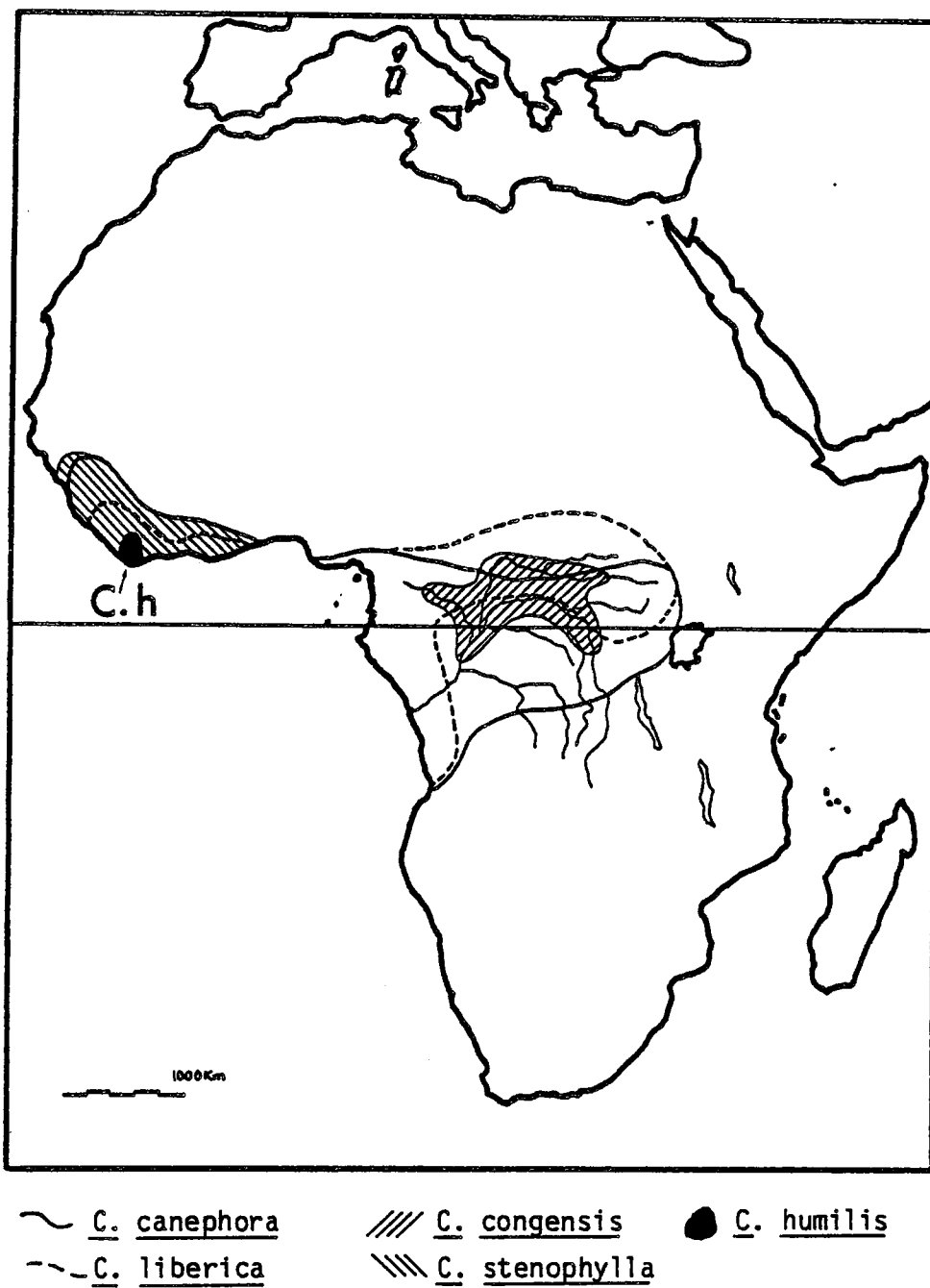


Fig. 3-1 : Aire de répartition de *C. canephora*, *C. congensis*, *C. humilis*, *C. liberica*, *C. stenophylla*. D'après Lebrun (1941) et observations personnelles.

Chapitre I

REPARTITION ACTUELLE DES ESPECES ET DES POPULATIONS DE CAFEIERS

Nous ferons appel dans cette partie à des espèces dont les noms ne sont pas forcément bien connus des lecteurs. Nous renvoyons pour les descriptions botaniques aux ouvrages de référence, de Chevalier (1947) et de Lebrun (1941) pour les espèces du centre et de l'ouest de l'Afrique, de Bridson (1982) pour les espèces de l'est et du sud de l'Afrique. Des informations sur quelques unes de ces espèces sont présentées dans le chapitre suivant.

La localisation des stations de récolte d'échantillons de Coffea et le tracé des aires de répartition s'appuie sur les informations publiées par les auteurs déjà cités et sur nos propres observations des herbiers de Paris, Kew, Meise et Wageningen!

Profitons de l'occasion qui nous est donnée ici pour signaler qu'il existe encore des "blancs" ou "terra incognita" sur la carte de répartition des caféiers en Afrique : il s'agit de la Guinée équatoriale. Le Gabon, pays voisin n'a pas eu non plus la faveur de beaucoup de collecteurs.

Un autre point à souligner, c'est que la carte de répartition des espèces de caféiers n'est pas une oeuvre achevée ; l'inventaire des caféiers en herbier est en cours, des espèces nouvelles restent à découvrir ! La dernière espèce nouvelle, nommée en 1982, dans le genre Coffea est l'espèce C. fadenii, récoltée par Faden au Kenya de 1970 à 1972.

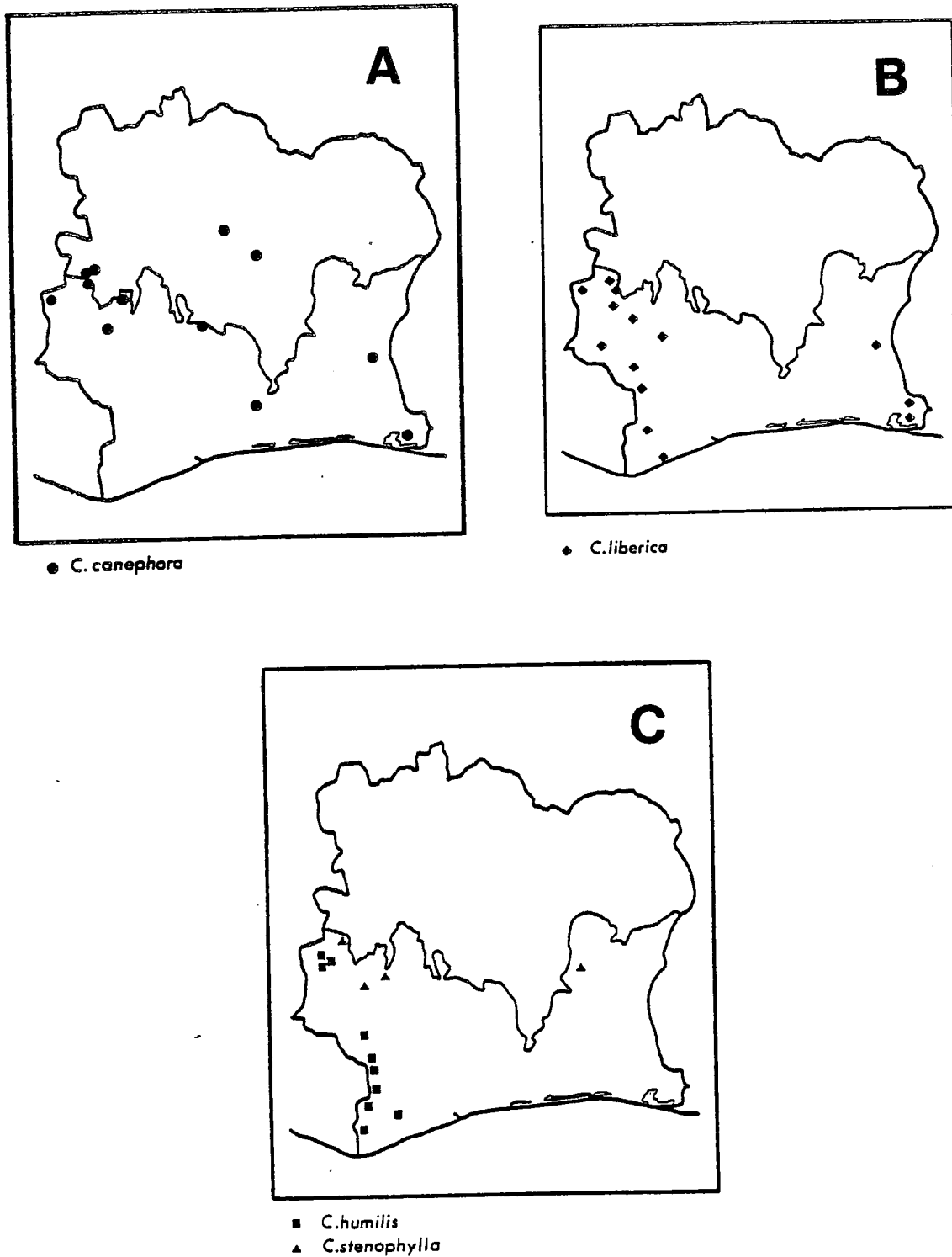


Fig. 3-2 : Points de récolte de *Coffea* en Côte d'Ivoire (Berthaud 1983a) :

A : *C. canephora* (●) B : *C. liberica* (◆)

C : *C. humilis* (■) et *C. stenophylla* (▲)

La présentation adoptée pour l'exposé de la répartition des caféiers en Afrique est déjà un essai d'interprétation des facteurs structurant cette répartition. Nous y voyons trois niveaux : la répartition des espèces par rapport à celles des types de forêts en Afrique, la répartition des populations, à l'intérieur de l'aire de l'espèce, faisant appel aux facteurs écologiques du milieu tels les gradients d'altitude ou d'humidité et la répartition des arbres dans une population où le hasard peut aussi avoir un rôle à jouer (décrite dans le chapitre IV).

A. REPARTITION DES ESPECES

Il existe des espèces dont l'aire de répartition se superpose assez bien à la zone forestière africaine dans son ensemble, alors que d'autres n'occupent qu'un massif forestier régional tel le massif forestier ouest-africain ; enfin, certaines espèces ont une répartition beaucoup plus localisée, ce sont les espèces que nous appelons endémiques (fig. 3-1). Ces trois niveaux seront repris dans notre exposé. Dans ce cadre, nous nous attacherons à la description de la répartition actuelle des espèces, reportant la discussion sur les répartitions passées, en relation avec les paléoclimats, à la quatrième partie.

1. Espèces endémiques

Ces espèces ont été repérées dans les différentes régions d'Afrique tant de l'ouest que du centre et de l'est.

a. C. humilis

La répartition de C. humilis est limitée à l'ouest de la Côte d'Ivoire, à la Guinée et au Liberia (fig. 3-2). Dans le matériel en herbier on a trouvé des spécimens de C. humilis récoltés au Libéria et en Guinée mais les indications de provenance sont très incomplètes. En Côte d'Ivoire, la répartition de cette espèce a pour limite, dans la région de Danané, l'isohyète 2000mm, et l'isohyète 1800mm plus au sud. Le décrochement observé dans la répartition entre Danané et

Tableau 3-1 : Liste des stations de récolte des Coffea affines de C. humilis, ou C. humilis forme "congolaise". D'après les seuls spécimens connus de ce taxon, déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

specimen		pays	région	coordonnées
N. HALLE	2275	GABON	Rivière Abanga	N 0010 E 1045
N. HALLE	5065	GABON	Monts de Cristal	N 0040 E 1020
N. HALLE	5315	GABON	Monts de Cristal	N 0033 E 1008
R. LETOUZEY	12299	CAMEROUN	près Eseka	N 0355 E 1050

Guiglo est vraisemblablement lié à la répartition des chutes de pluies. C. humilis s'établit donc à partir de deux pôles : la région nord qui correspond au massif montagneux du Nimba et des Dans, et la région sud englobant une partie du Libéria, et s'étendant du Cap des Palmes à Taï et Guiglo. Il est difficile d'explorer la zone intermédiaire, c'est-à-dire de Danané à Toulepleu, car c'est une région agricole très active où la forêt n'existe plus. On ne retrouve la forêt qu'à l'est du Cavally, dans une zone avec des précipitations inférieurs à 1800mm et une flore différente, la forêt est semi-décidue. C. humilis ne peut s'y maintenir.

La répartition limitée de C. humilis dans l'ouest de la Côte d'Ivoire, pays où elle est le mieux connue, fait que cette espèce rentre dans la catégorie des espèces sassandriennes définies par Guillaumet (1967).

b. C. affine de C. humilis

Cette forme est connue jusqu'à présent par quatre échantillons d'herbier que nous avons pu observer au Muséum de Paris. Nos visites aux différents herbiers européens ne nous ont pas permis d'élargir cette liste. La provenance géographique de ces spécimens est donnée dans le tableau 3-1.

L'aire de répartition connue de cette forme est, pour l'instant, faite de deux points, les Monts de Cristal (Gabon) et la localité près d'Eséka (Cameroun), quatre cents kilomètres plus au nord. On peut supposer que cette forme se trouve aussi en Guinée équatoriale.

La description du milieu environnant faite par Letouzey, forêt de type sub-montagnard, et la présence de cette forme dans les Monts de Cristal laissent penser que cette forme est adaptée à des altitudes moyennes et surtout à des humidités très élevées. Dans cette région les précipitations sont supérieures à 2500mm.

Tableau 3-2 : Liste des stations de récolte de C. staudtii au Cameroun par Anthony et al., (1983)

population	code	position
Mont Cameroun	C09	150m, N 4°04', E 9°04', carte Buéa - Douala NB-32-IV Arrondissement de Victoria, Province du Sud- Ouest
Mungo	C10	140m, N 4°44', E 9°34', carte Buéa - Douala NB-32-IV Mungo River Forest Reserve, 1,4km W de la rivière Mungo, route Koumba-Loum, Arrondissement de Tombel, Province du Sud- Ouest.
Bakossi	C11	160m, N 4°44', E 9°35', carte Buéa - Douala NB-32-IV Bakossi Forest Reserve, 2km E. de la ri- vière Mungo, route Koumba-Loum, Arrondissement de Tombel, Province du Sud- Ouest.
Mbonzie	C12	430m, N 4°42', E 9°42', carte Buéa - Douala NB-32-IV 3,5 km W. de Loum, route de Koumba, Arrondissement de Loum, Province du Litto- ral.

c. C. staudtii

Chevalier a placé les représentants de cette espèce avec ceux de l'espèce C. brevipes. Il s'agit pourtant de deux espèces bien distinctes (cf. chapitre II). En herbier au Museum nous avons trouvé trois échantillons : Chevalier 33760, 33761, 33767 provenant des récoltes de Hédin en 1927. La seule indication de provenance est : "près du Nkam", rivière de l'ouest du Cameroun ; il s'agit vraisemblablement de la région proche de Nkongsamba. Les récoltes de Leeuwenberg 8781, 8823, 9095, entre Loum et Yingui, peuvent appartenir aussi à cette espèce. Leur origine géographique est bien précisée par le collecteur. Il peut s'agir de la même région que celle prospectée par Hédin. Les autres stations de cette espèce ont été découvertes par Anthony et al, (1983). Les localités de récolte sont précisées dans le tableau 3-2.

Cette région de l'ouest camerounais est suffisamment bien connue des botanistes pour admettre que la répartition de cette espèce ne doit guère dépasser l'aire délimitée par les récoltes effectuées. Cette espèce a donc une aire très restreinte : cent kilomètres du nord au sud, et peut-être moins d'est en ouest. Il ne s'agit pas d'une espèce d'altitude mais elle est tout de même liée au massif du Mont Cameroun.

d. C. fadenii et C. mongensis

En Afrique de l'Est se trouvent aussi des espèces avec une répartition très étroite. Pour ces deux espèces, il est difficile de parler d'aire de répartition. C. fadenii n'a été trouvé et n'existe que dans une forêt, au sommet des Taïta Hills (Mraru ridge, Mbololo Hill, Kenya) à 1500m d'altitude. C. mongensis se trouve dans la même région, à moins de 200km, et occupe, ou occupait car nous n'avons pas pu la retrouver, les réserves forestières des zones élevées des Monts Ouest et Est Usambara (Shume et Monga forest reserves). Nous avons dans ce cas des distributions ponctuelles. Notre exploration d'une autre colline de la région, la "Kasigao mountain", s'est soldée par un échec : les sommets des montagnes dépassant 1500m ne sont pas tous des

refuges à caféiers !

2. Espèces occupant un massif forestier

a. C. arabica

Cette espèce occupe le massif forestier du sud-ouest éthiopien. D'autres points de collecte sont connus : au Soudan les Imatong monts (Friis 1983), le Boma plateau (Thomas 1942), au Kenya dans l'ilôt forestier au sommet du mont Marsabit (Berthaud et al, 1980). Notre visite au mont Kulal, proche du mont Marsabit et d'altitude comparable, ne nous a pas permis de découvrir de nouvelles populations de C. arabica dans cette région. L'isolement du massif forestier éthiopien par rapport au massif de la dorsale africaine est de près de 500km actuellement. Les monts Imatong et Marsabit, à moins de 350km du plateau éthiopien, pourraient représenter les relais actuels pour des échanges entre ces massifs forestiers.

b. C. stenophylla

Cette espèce n'existe que dans le seul massif forestier ouest-africain (fig. 3-2). Elle est facilement reconnaissable quand les fruits sont mûrs car c'est la seule espèce de Coffea, sensu stricto, à avoir des fruits de couleur noire. Elle est connue de la Guinée au Ghana. Chevalier (1905) précise sa localisation en Guinée. Elle a été trouvée au Nord-ouest du Fouta Djallon et presque jusqu'à la frontière de la Guinée-Bissau. C'est l'espèce de Coffea qui a l'extension la plus occidentale. Chevalier indique que cette espèce est spontanée en Sierra Leone. Nous n'avons aucune information sur sa présence au Libéria. En Côte d'Ivoire, nous l'avons trouvée dans l'est et dans l'ouest du pays. Des échantillons d'herbier proviennent de récoltes au Ghana. Cette espèce existe-t-elle au Togo ? Chevalier a décrit l'espèce C. togoensis (1939 p.402) à partir d'un échantillon récolté dans les environs de Lomé (Warnecke 415, Berlin). Si cette espèce est mise en synonymie, l'aire de C. stenophylla s'étend de la Guinée jusqu'au Togo.

En Côte d'Ivoire nous avons pu noter la répartition très ponctuelle de cette espèce, tout particulièrement dans l'ouest ivoirien où les populations ne se trouvent qu'au sommet des collines, distantes les unes des autres d'une cinquantaine de kilomètres. Dans l'est ivoirien, malgré la large répartition figurée par Portères (1937) sur la carte publiée, nous n'avons trouvé qu'une population, dans une forêt sèche de la région de l'Ouellé (fig. 3-2).

Cette espèce est très mal représentée dans les herbiers, surtout les formes de l'ouest de la Côte d'Ivoire. Signalons que nous avons trouvé en herbier des spécimens de cette espèce provenant du centre de la Côte d'Ivoire, que nous n'avons pas prospecté. Il s'agit de l'échantillon Aké Assi 2028 récolté à Tiassalé, et de celui d'Aubrèville recueilli sur la route du Orumboboka, près de Singrobo.

C. stenophylla occupe donc tout le massif forestier ouest-africain, mais avec des populations très isolées les unes des autres.

c. C. congensis

L'aire de C. congensis est limitée par rapport à la surface du grand massif forestier du centre de l'Afrique (fig. 3-1). On rencontre cette espèce, selon une répartition linéaire, le long des cours d'eau, mais toujours à une certaine distance de la côte atlantique.

La carte de répartition présentée par Lebrun (1941) pour le Zaïre est intéressante car elle montre bien la relation entre la répartition de ces caféiers et le réseau hydrographique de ce pays. C. congensis est absent des affluents de la rive gauche du Zaïre, Kasai en particulier. Depuis, les récoltes de la prospection au Cameroun en 1983 ont montré que cette espèce est présente au Cameroun le long des affluents de la Sangha, à la frontière avec le Gabon.

La répartition de C. congensis est donc un peu plus large que celle qui avait été préalablement proposée. Les dernières populations découvertes confirment bien l'adaptation stricte de C. congensis

à une végétation de type ripicole.

d. C. racemosa

La carte de répartition présentée par Bridson (1982) reprend un grand nombre de localités connues pour cette espèce. La plupart des stations ont été trouvées au Mozambique jusqu'à la frontière avec l'Afrique du Sud. Cette espèce existe aussi dans les zones basses du Zimbabwe.

e. C. mufindiensis

Cette espèce, regroupée avec ses formes affines C. pawekania et C. ligustroides, occupe les forêts des différentes zones d'altitude, au dessus de 1500m, depuis le Zimbabwe (Chipinga) jusqu'au centre de la Tanzanie (Kiboriani Monts). Cette espèce d'altitude a donc une aire très longue mais très discontinue.

f. C. eugenioides

C'est une autre espèce d'altitude. On la trouve tout le long de la dorsale africaine, entre 1600 et 2000m, depuis le Soudan jusqu'au Sud du Zaïre. La répartition est centrée sur l'Ouganda. Cette espèce se trouve aussi au Kenya dans les zones d'altitude, sur la bordure du lac Victoria et au pied du Mont Kenya. Toutefois, dans cette zone, les stations de récolte ont disparu avec la forêt, au profit des plantations de théiers.

La carte présentée par Bridson (1982) reflète bien la répartition de cette espèce, et elle est corrigée des erreurs de détermination qui existaient auparavant à l'herbier de Kew, confondant C. zanguebariae et C. eugenioides.

g. C. zanguebariae

En considérant le complexe des différentes formes de cette espèce, la répartition de C. zanguebariae s'étend le long des côtes de

l'Océan Indien depuis Witu, dans l'est du Kenya jusqu'au sud du Mozambique et peut être jusqu'en Afrique du Sud, si la détermination de Chevalier pour l'échantillon Bachmann 1330 est correcte. On la trouve donc de l'équateur au Tropique du Capricorne mais sur une bande côtière étroite, de moins de 100 kilomètres de largeur. La répartition est très discontinue, car dans cette région, les forêts ne forment que de très petits îlots tout le long de la côte.

h. C. brevipes

Cette espèce, ou peut-être complexe d'espèces, s'étend du sud du Nigeria à l'Angola, de façon continue. Son habitat est assez mal connu mais, d'après les indications des collecteurs, il s'agirait d'une espèce de la forêt dense humide.

3. Espèces à aire de répartition large

Il n'y a que deux espèces, C. canephora et C. liberica (fig. 3-2), qui couvrent plusieurs massifs forestiers. C. liberica est à prendre ici au sens large, incluant les formes centrafricaines appelées aussi C. dewevrei De Wild. et Th. Dur. et C. excelsa Chev.. Nous traiterons de ces deux espèces simultanément car leurs aires sont comparables au niveau du continent africain, et il est intéressant d'étudier les différences fines observées entre les deux aires de répartition, pour les pays où nous disposons des informations suffisantes. La répartition de ces deux espèces s'étend d'ouest en est, de la Guinée au Soudan, et du nord au sud, du Cameroun à l'Angola, en englobant tout le Zaïre (fig. 3-1). Quelles sont les différences de répartition observées ?

● En Guinée

Le massif montagneux du Fouta Djallon se situe dans le nord-ouest de la Guinée. Dans ce massif on trouve C. canephora mais pas C. liberica. C'est la limite ouest des caféiers, outre-passée uniquement par l'espèce C. stenophylla dont nous avons déjà parlé.

● En Côte d'Ivoire (fig. 3-2 A et B)

C. liberica se trouve jusqu'en bordure de la côte, tant à l'ouest qu'à l'est de la Côte d'Ivoire. En revanche C. canephora n'atteint jamais la côte ; il est absent des forêts sur une bande d'au moins cinquante kilomètres. Dans le sud-ouest, C. canephora ne descend pas en dessous de Guiglo (N06°30'). L'exception pour cette espèce est la présence des Robusta Ebobo dans le sud-est, tout près de la côte. D'après Cordier (1961), ces arbres sont originaires des "Montagnes bleues" de la région d'Aboisso. Pour la limite nord, C. liberica suit d'assez près la limite de la forêt dense sempervirente. En revanche, des populations de C. canephora peuplent la zone des forêts claires (ou savanes arborées). Cela ne veut pas dire que C. canephora puisse vivre en savane mais qu'il remonte dans les forêts galeries et qu'il se trouve aussi dans les forêts reliques, ou "bois sacrés", de la région de Katiola, donc jusqu'à une latitude de 8°30'Nord.

Dans les forêts galeries, de la région de Touba particulièrement, il n'est plus possible de trouver des populations sauvages. Les villageois ont installé de petites plantations de caféiers dans toutes les zones favorables. C'est dans ces forêts galeries que se trouvaient les plus beaux peuplements : Portères (1937) proposait même une technique culturale pour aménager ces peuplements.

Ainsi en Côte d'Ivoire la répartition de C. liberica montre que cette espèce est adaptée à des zones beaucoup plus humides que ne l'est C. canephora. Cette dernière espèce serait mieux adaptée aux zones "ouvertes", forêts semi-décidues et galeries.

● En Centrafrique

La population des caféiers de la Nana se situe dans la zone des forêts galeries. Toutes les autres formes de C. canephora ont comme limite estimée la limite de la forêt dense humide semi-décidue (Berthaud, Guillaumet 1978), et ne dépassent pas 4°Nord. Les C. liberi- ca, forme C. excelsa Chev., se rencontrent dans les mêmes régions que C. canephora mais aussi dans les forêts galeries, à plus

de 8°Nord, dans la région de Ndélé, c'est-à-dire dans la zone des savanes et forêts claires septentrionales (Berthaud, Guillaumet 1978). Dans ce pays, c'est donc l'espèce C. liberica qui a une extension plus large que C. canephora, comparable à celle de C. canephora observée en Côte d'Ivoire.

● Au Zaïre

Pour les aires de répartition au Zaïre, nous utilisons les informations publiées par Lebrun (1941). L'aire de répartition de C. canephora est beaucoup plus large que celle de C. liberica. Dans ce pays, au nord de son aire, C. liberica remonte dans les forêts galeries, alors que vers le sud il est absent de la boucle du Zaïre. Il n'occupe pas toute la zone définie par Lebrun comme forêt équatoriale, ni la zone de savane de la moitié sud du pays. C. canephora occupe la zone de la forêt équatoriale mais aussi la zone des savanes. On constate donc une disparité du comportement de C. liberica, comparable à celui de Centrafrique pour la partie nord de l'aire au Zaïre, comparable au C. liberica de Côte d'Ivoire dans la partie sud. Pour C. canephora, le comportement est proche de celui des formes de Côte d'Ivoire avec colonisation des zones de forêt galerie.

B. REPARTITION DES POPULATIONS

On ne trouve pas les caféiers en continu sur toute la surface délimitée par les aires de répartition. Il convient donc de s'interroger sur les facteurs de structuration à l'intérieur de chaque aire.

1. Adaptation à l'altitude

Certains caféiers ne se trouvent qu'en altitude, mais dans des régions où les forêts elles-mêmes n'existent qu'en altitude. En Afrique de l'est, la zonation des types de végétation n'est pas latitudinale comme en Afrique de l'Ouest mais altitudinale. En escaladant une colline, on parcourt de nombreuses zones de végétation différentes. Au Kenya par exemple, le sommet des Taita Hills est

occupé par la forêt à partir de 1500m environ, mais au pied de ces collines se trouve une zone sub-désertique à Euphorbiacées.

Le changement de climat se fait par simple changement d'altitude, donc sur des distances absolues très réduites. De ce fait, les plantes ont la possibilité d'exister dans un étage de végétation très précis. C'est ce qu'on constate pour C. eugenioides qui n'occupe que la partie haute des "Lowland forests" de Lind et Morrison (1974), entre 1600 et 2200m, et jamais la partie basse des "Highland forests", qui est une forêt à Podocarpus.

L'adaptation à l'altitude apparaît stricte : C. eugenioides est liée à un type de forêt dans une zone d'altitude donnée ; mais supposons à l'inverse une espèce avec une adaptation à l'altitude très large : on la trouverait dans la même zone, car à une altitude moindre la forêt disparaît. Au Mont Marsabit, au dessous de l'étage forestier situé entre 1500m et le sommet, il existe un étage à Oliviers (Olea sp.) puis la savane. La répartition de la forêt est aussi liée à d'autres facteurs climatiques tels les gradients d'humidité ou de pluviométrie. Au Mont Marsabit, la forêt ne se trouve que sur la face "au vent", le côté "sous le vent" est une savane à Graminées.

Nous considérons également comme espèces d'altitude :

C. fadenii et C. mongensis trouvés vers 1500m de part et d'autre de la frontière Kenya-Tanzanie ;

C. mufindiensis et les espèces affines C. pawekiana et C. ligustroides trouvés au dessus de 1500m ;

C. arabica dont l'aire se confond en grande partie avec les forêts d'altitude en Ethiopie.

En Afrique de l'ouest, l'altitude n'apparaît pas comme un facteur structurant très fort, peut-être à cause de l'absence de relief très marqué. Dans ces régions, il existe une continuité entre la plaine, couverte de forêt, et les monts couverts de forêt eux aussi. C'est ainsi qu'en Côte d'Ivoire, le Mont Tonkoui abrite à son sommet une forêt de type montagnard, entre 1000 et 1200m. Dans cette forêt, nous avons pu localiser et observer une grande population de

C. liberica. C. canephora a été trouvé vers 1000m au Mont Bilima dans le Fouta Djallon, en Guinée. Les étages de végétation sont moins marqués dans ces régions qu'en Afrique de l'est où la forêt n'occupe que des zones bien délimitées.

2. Gradients d'humidité

Nous venons de voir qu'en Afrique de l'est les gradients d'humidité et d'altitude peuvent se confondre, les zones recevant les quantités de pluie les plus importantes étant les zones les plus élevées. En revanche, dans la partie ouest et centre de l'Afrique, les gradients d'humidité nous semblent beaucoup plus subtils.

Dans l'ouest africain, les variations d'altitude sont faibles, les sommets des collines bien drainées correspondent aux zones les plus sèches. Par exemple, dans la population de l'Ira (Côte d'Ivoire) schématisée sur la fig. 3-3, on voit que la distribution des espèces évolue selon la topographie : C. stenophylla croît uniquement sur le sommet de la colline, C. canephora et C. liberica occupent au contraire les zones basses plus humides. Cette position des populations de C. stenophylla a été observée dans tout l'ouest ivoirien et correspond à une adaptation très stricte de cette espèce.

L'importance du microrelief est aussi à noter pour C. humilis : cette espèce croît sur les petits talwegs et au bord de marigots, dans les zones très humides du sud-ouest et de l'ouest ivoirien quelle que soit l'altitude. La localisation des caféiers de cette espèce est donc déterminée par la possibilité de vivre dans une ambiance très humide, ce qui expliquerait la limitation de son aire de répartition.

En Ouganda, Thomas (1944) a relevé que C. eugenioides se trouve dans les zones les plus sèches de la forêt et C. canephora dans les zones les plus humides.

De même, nous avons observé (Berthaud et Guillaumet, 1978) en Centrafrique, dans les forêts galeries, la situation périphérique

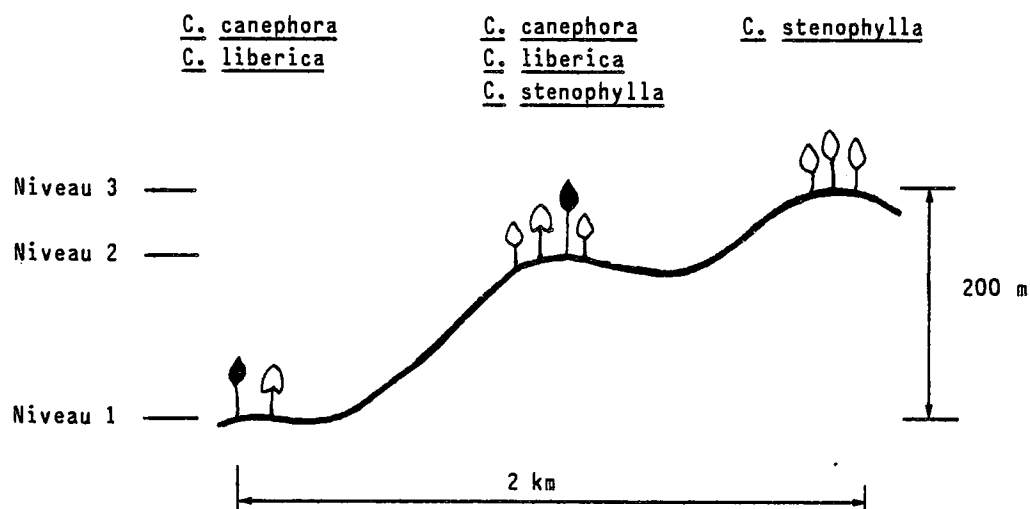


Fig. 3-3 : Schéma de répartition des différentes espèces de caféiers en fonction de la topographie, dans la forêt de l'Ira (Côte d'Ivoire).

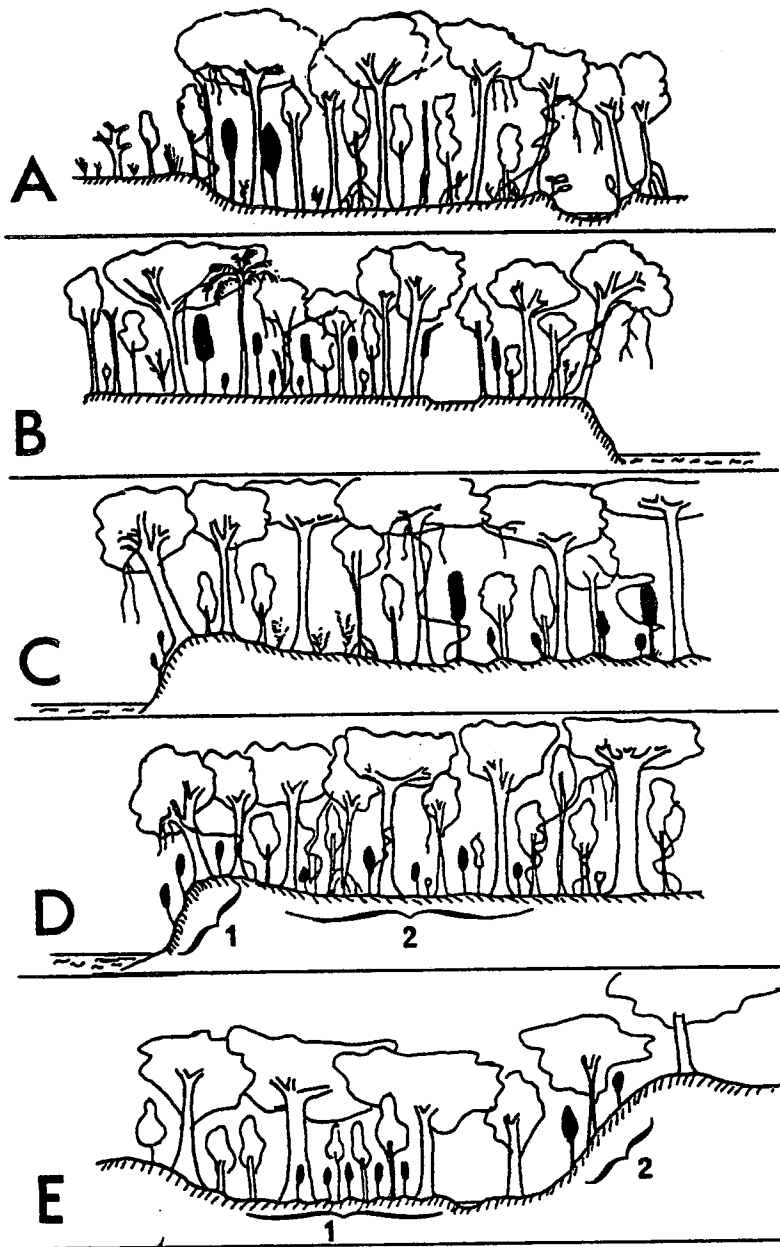


Fig. 3-4 : Profils de quelques stations à Coffea : A. Galerie forestière à C. liberica (Lihou 1) ; B. Galerie à C. liberica (Pama 1) ; C. C. congensis à l'île Louma ; D. C. congensis (1) et C. liberica (2) à l'île Loukoussou ; E. Cafés de la Nana = C. canephora (1) et C. liberica (2) à Ndongué.

Les cafés sont en noir. On remarquera la position relative des Coffea par rapport au bourrelet de berge, à la zone basse des îles ou à la limite extérieure de la galerie forestière (repris de Berthaud et Guillaumet 1978).

des C. liberica presque en contact avec la savane environnante, dans des zones non inondables de la galerie (fig. 3-4). Dans ce pays, C. congensis se trouve sur les berges érodées de l'Oubangui et à l'intérieur des îles, mais toujours en zone inondable (fig. 3-4). Lors des périodes de crue, les racines de ces caféiers maintiennent le sol sableux en place, ce qui provoque la formation de petites buttes portant chacune un caféier.

3. Hétérogénéité des sols

Charrier (1978) a observé à Madagascar, dans un gîte où co-existent deux espèces, C. resinosa et C. richardii, que la séparation entre les deux populations reproduisait la différence nette entre les deux formations pédologiques présentes : des sables podzolisés d'une part, des sols ferrallitiques de l'autre.

Les habitats à caféiers correspondent à des niches écologiques très précises qu'il importe de bien connaître pour découvrir les populations de caféiers sauvages. Ces données écologiques ont aussi une grande valeur pour déterminer les techniques adéquates d'implantation des caféiers en collection vivante, et les aptitudes agronomiques d'une espèce mise en culture dans un milieu donné.

C. CARACTERISTIQUES DES DISTRIBUTIONS OBSERVEES

De l'ensemble de ces descriptions de répartition d'espèces de caféiers, nous retiendrons ceci :

- La répartition des populations dépend de nombreux facteurs tels l'altitude, l'humidité ou la température. En Afrique de l'Est, par le jeu de l'altitude, à des distances faibles on trouve plusieurs espèces. C'est le cas dans la région Zimbabwe-Mozambique, où la plaine est occupée par C. racemosa, les sommets par C. ligustroides (ou C. mufindiensis) et les pentes par C. salvatrix.

- L'importance de l'aire de répartition de chaque espèce nous paraît résulter de sa capacité à coloniser des milieux

différents, mais peut-être aussi de son histoire.

Il est donc très difficile de tirer des règles générales de ces observations et de faire la part des différents facteurs qui sont intervenus. On reconnaît dans la répartition générale des caféiers une structuration par l'altitude pour les caféiers de la dorsale africaine et aussi une structuration selon les zones de végétation, à l'intérieur des zones forestières du centre et de l'ouest de l'Afrique. Il reste à estimer le rôle joué par les modifications climatiques au cours du temps sur la répartition des caféiers, sur les aires des différentes espèces, et sur la richesse génétique de chacune. Nous y reviendrons dans la quatrième partie.



Chapitre II

STRUCTURES DANS LE POLYMORPHISME INTRA ET INTERSPECIFIQUE

Nous venons d'évoquer les aires de répartition des espèces de caféiers en Afrique, les différences dans leur extension géographique ou dans leur adaptation écologique. Dans ce chapitre, nous commencerons par traiter du polymorphisme à l'intérieur des espèces, où se situent certaines discontinuités de la variation intraspécifique, comme celle déjà mise en évidence pour C. canephora. Il est intéressant de voir ensuite comment se répartit la diversité interspécifique ; nous rappellerons alors les nouvelles espèces découvertes depuis la publication de Chevalier (1947) pour mieux apprécier la diversité globale connue maintenant chez les caféiers. Nous essaierons aussi de voir sur quels critères peuvent être établies les distinctions entre espèces, et d'évaluer la proximité génétique entre certaines espèces, tout particulièrement celles qui se rencontrent au Cameroun. Ces résultats sont basés à la fois sur nos propres études et sur les travaux déjà publiés par d'autres auteurs. Nous avons choisi de traiter de la diversité des comportements des différentes espèces de caféiers face aux rouilles dans un autre chapitre.

A. AU NIVEAU INTRASPECIFIQUE

Une série d'exemples seront présentés pour illustrer des situations rencontrées chez les caféiers des différentes espèces, tant dans l'ouest que dans le centre ou l'est de l'Afrique.

1. Chez les caféiers de l'ouest et du centre de l'Afrique

a. C. congensis

Le matériel qui a été étudié chez cette espèce provient de Centrafrique, et donc seulement d'une partie de l'aire de répartition décrite dans la fig. 3-1. Les représentants de cette espèce ont pour origine trois points de prélèvement : Anginga, Louma et aval Bangui, éloignés d'environ 200km. La zone aval Bangui a été explorée de façon plus détaillée, plusieurs populations voisines ayant été échantillonnées.

Le mode de dispersion des fruits, qui sera rappelé dans un prochain chapitre, nous avait conduit à proposer l'hypothèse d'une diversité génétique allant en augmentant de l'amont vers l'aval (Berthaud et Guillaumet 1978).

Pour estimer la diversité de ces populations, seuls sont disponibles actuellement les résultats des analyses en électrophorèse (Berthou et al, 1980) ; la diversité morphologique étant encore en cours de caractérisation. Les résultats saillants de l'étude des auteurs cités peuvent se résumer de la façon suivante :

- Pour 12 locus, le nombre total d'allèles est de 21 ou 22 selon les populations. Il est de 23 pour la totalité des arbres prospectés. Chaque population contient presque toute la diversité de l'espèce.

- On constate que les populations ont des niveaux d'hétérozygotie estimée (HE) comparables. De l'amont vers l'aval de l'Oubangui on a :

Anginga (n=42)	HE=0,23
Louma (n=46)	HE=0,18
Aval Bangui Mboulou (n=45)	HE=0,20, Bogassa (n=30) H=0,14

Il n'y a donc pas enrichissement de la diversité de l'amont

vers l'aval, mais au contraire stabilité de la diversité génétique, quelle que soit la région de prélèvement. Les C. congensis, ou tout au moins les représentants de cette espèce en Centrafrique, apparaissent comme formant un seul groupe.

b. C. stenophylla

La répartition de cette espèce a été présentée (fig. 3-1). Le matériel analysé provient de Côte d'Ivoire, donc d'une partie seulement de l'aire de répartition.

Les observations qualitatives faites sur le matériel en collection permettent de distinguer chez cette espèce deux formes, l'une à l'est de la Côte d'Ivoire, l'autre à l'ouest. Le tableau 3-3 présente les principales caractéristiques morphologiques permettant de définir le profil de chacune des formes. Ces caractéristiques apparaissent comme stables pour tous les individus des différentes populations d'une même région.

La diversité génétique a été approchée par l'observation du polymorphisme enzymatique. L'analyse de trois systèmes enzymatiques, PAC, EST et MDH avait montré que les deux formes n'avaient qu'une faible variabilité interne, et qu'elles différaient beaucoup l'une de l'autre. Berthou et al, (1980) ont repris le même matériel et l'ont analysé pour sept systèmes enzymatiques.

Chacune des deux formes ne présente qu'un seul allèle fixé, pour tous les locus analysés, à l'exception du locus ICD. Cet allèle est différent d'une forme à l'autre. On a donc une très faible hétérozygotie dans ces populations, $HE=0,06$ pour la population de l'Ira ($n=13$). Elle est de $HE=0,07$ pour celle d'Assabli ($n=10$). Le nombre total d'allèles est de 8 par population. Il est de 14 pour l'espèce, soit : $NMA \text{ population}=1,1$ et $NMA \text{ espèce}=2,0$. Les populations ont donc une diversité interne très appauvrie. La diversité au niveau de l'espèce est apportée par les différences entre les deux formes.

L'étude de la limite de répartition des deux formes est

Tableau 3-3 : Comparaison des caractères morphologiques de C. stenophylla des formes de l'est et de l'ouest de la Côte d'Ivoire.

caractère	forme de l'est	forme de l'ouest
- ramifications sur les rameaux plagiotropes	très nombreuses	nombreuses
- feuilles	très petites	petites
- nombre moyen de fleurs par cyme	1	2
- forme de la fleur	globuleuse	allongée
- couleur du fruit	noir	noir

Tableau 3-4 : Paramètres du polymorphisme enzymatique pour sept locus de C. humilis de Côte d'Ivoire (les valeurs de ces paramètres sont calculées à partir des données publiées par Berthou et al, 1980).

population	n	NTA	NMA	HE
Taï	40	19	2,7	0,38
Momi	19	15	2,1	0,38
moyenne population		17	2,4	0,38
total	59	21	3,0	-

Tableau 3-5 : Caractéristiques morphologiques des deux formes de C. humilis.

caractère	forme guinéenne	forme congolaise
Hauteur	< 2m	< 2m
Port	monocaulé	monocaulé
- rameaux plagiotropes	rare	rare
Feuilles		
- couleur	jeunes feuilles anthocyanées	jeunes feuilles anthocyanées
- forme	auriculée	auriculée
Stipules		
- dimensions	petites (0,5cm)	grandes (1 à 3cm)
- forme	triangulaire	triangulaire
Fleurs		
- couleur	blanc-rosé	—
- floraison sur tige orthotrope	oui	oui
Fruits		
- bec	non	oui/non
- couleur	rouge	rouge
- forme	variée	variée

difficile car la zone supposée de rencontre est maintenant une zone très déforestée où il est très rare de découvrir des populations de caféiers et de les observer. Signalons aussi que les croisements réalisés entre les deux formes ont fourni des hybrides de très bonne vigueur.

c. C. humilis

Les C. humilis de Côte d'Ivoire seront d'abord considérés, avant d'évoquer les formes présentes en herbier, en provenance d'Afrique centrale.

Des observations morphologiques détaillées sur ces caféiers n'ont pas été entreprises car leur croissance est très perturbée en collection. Ils sont fréquemment l'objet d'attaques de rouille, qui amènent des défoliations plus ou moins importantes. Ils sont aussi très affectés par les périodes sèches.

Les résultats de l'analyse du polymorphisme enzymatique conduite par Berthou et al., (1980) peuvent être rappelés. Les arbres étudiés proviennent de deux points de prélèvement en Côte d'Ivoire : au mont Momi, près de Man, et à Taï, plus au sud. Les paramètres du polymorphisme enzymatique sont récapitulés dans le tableau 3-4. Cette espèce présente un polymorphisme enzymatique très important. En Côte d'Ivoire les populations sont très diversifiées, le NMA est de 2,1 à 2,7. Ces populations contiennent malgré tout des allèles différents, ce qui explique que le nombre moyen d'allèles pour les deux populations réunies soit $NMA=3,0$.

A partir des observations des spécimens en herbier, des informations des collecteurs et de notre connaissance des C. humilis de Côte d'Ivoire nous avons établi le tableau 3-5, qui présente les caractéristiques des deux formes géographiques (Afrique occidentale - Afrique centrale).

La similitude entre les deux formes est frappante. La seule différence notable porte sur les stipules : les formes d'Afrique

centrale présentent des stipules très grandes, parfois même trifides. Si de telles formes de stipules n'ont été rencontrées que chez ces caféiers, il s'agit toutefois d'un type de variation qui se retrouve dans cette région pour des plantes appartenant à des familles très diverses (N. Hallé c.p.)

Il existe deux taxons, morphologiquement très proches, mais géographiquement très éloignés. Nous sommes tentés, par analogie avec ce que nous avons déjà observé chez C. canephora, de les appeler forme guinéenne et forme congolaise d'une même espèce C. humilis. Il serait malgré tout souhaitable d'étudier les relations entre les deux formes à partir du matériel végétal en collection vivante (nous ne disposons pas encore des représentants des formes congolaises dans les collections vivantes) pour mieux étayer ce qui n'est jusqu'à présent qu'une hypothèse.

d. C. liberica

Cette espèce a une aire de répartition très voisine de celle de C. canephora, comme on peut s'en rendre compte sur la fig.3-1, et qui se superpose assez bien à celle de la forêt.

Les formes de Centrafrique (aussi nommées C. dewevrei ou C. excelsa) et de Côte d'Ivoire ont en commun le type des feuilles, qui est coriace, d'où le nom de Pachycoffea donné par Chevalier à la sous-section dans laquelle il les classait. Mais des différences morphologiques existent. On peut les présenter sous forme de clé :

- Arbre à grandes feuilles et petits fruits : forme de Centrafrique.
- Arbre à petites feuilles et gros fruits : forme de Côte d'Ivoire.

Une autre différence est à signaler au niveau des fruits. Le mésocarpe est souvent "liégeux" ou sec pour la forme de Côte d'Ivoire, alors qu'il présente une zone mucilagineuse chez la forme de Centrafrique.

Les observations en herbier des spécimens en provenance de la région Gabon-Congo, et celles faites sur quelques représentants du Cameroun ne permettent pas d'avoir une vue claire des formes qui existent dans cette zone géographique intermédiaire. Au Gabon, il s'agit souvent de formes à gros fruits, mais pouvant s'accompagner de grandes feuilles.

D'autres informations sur les relations entre les formes C. liberica proviennent des études du polymorphisme enzymatique. Hamon et Berthou (1979), à partir de l'analyse de trois systèmes enzymatiques ont montré qu'il était possible de reconnaître les formes de Côte d'Ivoire de celles de Centrafrique. L'homogénéité dans chaque groupe est complète pour le zymogramme PACN, qui est différent d'une forme à l'autre. Un bon marquage est obtenu aussi avec la bande 1,10 de ESTB (bande H dans notre code) : 61 des 65 génotypes de Côte d'Ivoire analysés sont porteurs de cette bande. Pour les MDH, le zymogramme que nous notons Z32 a été trouvé chez 438 des 488 génotypes analysés, tant de l'ouest que du centre de l'Afrique.

Berthou et al., (1980) ont complété ce travail en étudiant quatre populations de trente individus environ, deux de Côte d'Ivoire et deux de Centrafrique, pour sept locus. Le nombre total d'allèles est de 22, soit $NMA=3,1$. Par population, NTA varie entre 10 et 14, NMA entre 1,4 et 2,0. La valeur de l'hétérozygotie estimée est en moyenne $HE=0,21$. Les valeurs trouvées pour ces différents paramètres traduisent le fait que chaque population ne contient qu'une partie de la diversité globale. L'augmentation du nombre de locus n'a pas fourni de nouveaux marqueurs permettant de distinguer clairement l'appartenance à l'un ou l'autre des groupes.

Ces analyses ont été reprises avec un nombre limité de plantes, 69 de Côte d'Ivoire, 31 du Cameroun, et 28 de Centrafrique. Les systèmes enzymatiques retenus sous ceux qui donnaient les lectures les plus sûres. L'analyse ne porte que sur cinq locus : ICD, PACN, PGD2, PGI1, PGM2.

On retrouve des situations déjà évoquées pour C. canephora.

Tableau 3-6 : Caractéristiques des deux formes A et B de C. zanguebariae observées en collection (d'après les données publiées par Hamon et al., 1984, Anthony c.p. et observations personnelles).

caractère	forme A	forme B
Épaisseur de la feuille	épaisse	fine
Domaties	petites	grandes
Longueur des stipules	longues	courtes
Nombre de jours entre la pluie et la première floraison	6	6
Étalement de la floraison (en nombre de jours)	1	3
Nombre de pétales	5	6-7
Longueur du pédoncule du fruit	très court	long
Couleur du fruit avant maturité	vert	brun
Caféine	présente	absente

- La diversité allélique à un locus n'est pas la même selon les pays : en Côte d'Ivoire il n'existe que deux allèles PGI1 alors qu'il y en a quatre dans le centre de l'Afrique. La même situation se retrouve pour PGD2 (un et quatre allèles).

- On peut former deux groupes. L'analyse factorielle des correspondances les fait clairement apparaître. Ils sont en relation avec l'origine géographique des individus : ouest-africains et centrafricains. Pour reprendre la terminologie adoptée pour C. canephora, il s'agirait des groupes guinéen et congolais. Les représentants de C. liberica en provenance du Cameroun sont très proches de ceux de Centrafrique. Mais cela peut être dû au poids des zymogrammes PACN dans l'analyse.

Il est difficile d'aller très loin pour l'analyse des représentants du Cameroun dont on dispose, car il ne s'agit pas de vraies populations, mais de quelques arbres provenant des différentes régions du Cameroun. La poursuite de l'analyse nécessite des collectes supplémentaires de matériel dans cette zone Cameroun-Gabon. Cette étude place ces caféiers au centre de la discussion, et c'est à partir d'une meilleure connaissance des représentants de cette zone, proche de l'Atlantique, qu'on devrait arriver à préciser les relations entre les deux groupes principaux, guinéen et congolais.

2. Chez les caféiers de l'Afrique de l'est

Nous présenterons seulement la situation connue chez C. zanguebariae, complexe d'espèces présent dans la zone côtière de l'Océan Indien, et que nous avons prospecté nous-mêmes.

Une première visite à Kew, en 1975, nous avait montré que le même nom d'espèce était attribué à des formes faciles à distinguer, tout particulièrement par la longueur des pédoncules des fruits. Cette observation a donc orienté le choix des objectifs de prospections et conduit à la collecte de quatre populations de ce complexe au Kenya, et quatre autres en Tanzanie. Hamon et al., (1984) ont pu analyser en détail les populations du Kenya. Sur la base des états des différents

caractères ils distinguent deux formes, C. sp. A et C. pseudozanguebariae, selon la nomenclature proposée par Bridson (1982). Pour notre part, nous les appellerons forme A et forme B de C. zanguebariae. Le tableau 3-6 récapitule les distinctions faites par les auteurs cités. La meilleure discrimination entre les formes est obtenue avec le caractère taille des domaties. Les différences entre formes portent aussi sur les fréquences alléliques des marqueurs enzymatiques retenus pour cette étude (Estérases et Malate-déshydrogénases).

Ces différences entre formes peuvent se maintenir car les auteurs ont montré que les deux formes n'ont pas la même stratégie de floraison : la floraison est groupée sur une journée pour l'une, étalée pour l'autre. Il existe en plus un mécanisme génétique d'isolement de ces deux formes. Les hybrides entre les deux formes sont obtenus avec un taux de réussite très faible, bien inférieur à celui du croisement avec une espèce différente comme C. racemosa (Louarn 1982). Cet isolement permet le maintien des deux formes, mais n'est pas suffisant pour exclure tout échange génétique entre elles. Des individus correspondant à des hybrides entre ces formes ont été trouvés avec une fréquence élevée (2/40).

Avec les informations disponibles, la situation dans ce complexe se présente ainsi : deux formes sont en présence, leurs aires de répartition globale sont sympatriques. Les populations peuvent être homogènes pour l'une ou l'autre des formes, ou héberger les deux formes et des intermédiaires. Les observations faites au cours de la prospection en Tanzanie tendent à montrer qu'une situation identique se retrouve dans ce pays.

B. AU NIVEAU INTERSPECIFIQUE

1. Chez les caféiers de l'Afrique centrale

Pour cette grande région, on doit attirer l'attention sur le fait que le Rio Muni et le Gabon ont été très peu explorés botaniquement. Des espèces nouvelles de caféiers peuvent encore être découvertes.

Grâce aux récoltes de matériel vivant de Anthony et al, (1983) et à nos observations de matériel en herbier, nous pouvons mieux préciser la diversité qui se trouve dans la région du Cameroun, tout au moins. Dans ce pays, outre les espèces C. canephora et C. liberica, maintenant familières, on a découvert différentes formes ou espèces. Elles sont encore peu ou mal connues. Il s'agit des formes que nous nommons C. sp. C30, C. sp. C34, C. brevipes et C. staudtii.

C. sp. C30

Ce taxon ayant comme représentants les plantes de la population C30 de Moloundou, est bien typifié par électrophorèse (Z4 pour PACN). Il est encore à décrire morphologiquement.

C. sp. C34

Ce taxon n'a pas été analysé en électrophorèse. Anthony et al, (1983) ont signalé son originalité. Cette population provient de l'est du Cameroun entre Bétaré-Oya et Batouri. A ce taxon peuvent être rapportés deux échantillons trouvés dans les herbiers : Breteler 853 (Wageningen et Yaoundé) et Breteler 2189 (Wageningen et Paris), toujours de la même région. Ces échantillons présentent, au moins en herbier, des feuilles de type Psilanthus ebracteolatus et des fruits typiques de Coffea.

C. brevipes et C. staudtii

Le nom d'espèce C. brevipes a été attribué à deux formes très différentes. Nous proposons donc l'établissement de deux espèces avec les noms C. brevipes et C. staudtii. La clé de détermination pour les spécimens en herbier pourrait être la suivante :

- C. staudtii : tige large, au moins au niveau des noeuds. Stipules larges, avec une arête bien marquée. A un même noeud, plusieurs cymes uniflores sont présentes. Les noeuds à l'extrémité de la tige orthotrope sont souvent très tassés.

● C. brevipes : la tige est toujours fine, même au niveau des noeuds. Les stipules sont allongées. Les fleurs (et les fruits) sont portés par des cymes uni ou pluriflores.

L'observation de la croissance des arbres en collection devrait fournir d'autres caractères distinctifs complémentaires. Dès à présent, nos analyses en électrophorèse ont montré que les deux espèces se distinguent facilement. La distinction la plus aisée s'appuie sur les zymogrammes PACN.

Z0 = C. brevipes

Z2 = C. staudtii

D'autres noms d'espèces ont été attribuées à des formes qu'il convient de regrouper avec l'une ou l'autre des deux espèces dont nous venons de parler. Nous proposons les synonymies suivantes :

C. staudtii Froehner = C. montana K. Schum. et De Wild.
(description fournie par Chevalier
1947 p.469)

C. brevipes Hiern = C. carrissoi Chev.
C. mayombensis Chev.
C. "near carrissoi" (détermination
proposée par Keay pour les échan-
récoltés au Nigéria).

C. carrissoi Chev. est classé dans les Melanocoffea par Chevalier (1947 p.221-212), mais la couleur du fruit ne figure pas dans la description. C. mayombensis Chev. a été décrit pour la première fois par Chevallier (1939 p.402). La description a été reprise par cet auteur (1947) et figure deux fois, une première fois p.168 dans les Nanocoffea, avec une couleur de fruit rouge, une autre fois dans les Melanocoffea p.213, mais sans précision sur la couleur des fruits.

Du point de vue de la nomenclature, les types des espèces sont les spécimens Mann 2158 pour C. brevipes, déposé à Kew, et Staudt

548 pour C. staudtii, à Berlin. Des spécimens de cette récolte existent aussi à Kew et à Paris. Il est possible qu'un examen plus approfondi de tous ces spécimens montre que ceux-ci appartiennent à la même espèce qui serait celle que nous nommons C. staudtii. Dans ce cas, le binôme C. brevipes devrait lui être attribué. Il faudrait alors trouver un nouveau nom pour l'espèce actuellement dénommée C. brevipes, peut-être C. gilgiana Froehner, si le type peut être retrouvé. Nous laissons ouvert ce problème de nomenclature.

Le fait principal mis en évidence est l'existence de deux espèces : l'une avec une aire de répartition très réduite, C. staudtii dans l'ouest du Cameroun, l'autre très largement répandue en Afrique centrale, C. brevipes.

2. Chez les caféiers de l'Afrique de l'est

Les nouvelles espèces décrites pour cette région l'ont été par Bridson (1982). La situation actuelle se présente de la façon suivante.

C. rhamnifolia (Chiov.) Bridson

Il s'agit d'une espèce des régions sub-désertiques de l'est du Kenya et du sud de la Somalie. Bridson (1982) a placé cette espèce dans le genre Coffea avec l'appellation C. paolia. Elle avait été récoltée dès 1916, mais déterminée comme Paolia jasminioides Chev. et Plectronia rhamnifolia Chiov. Les règles de la nomenclature ont conduit Bridson (1983) à proposer l'appellation C. rhamnifolia. Leroy (1982) rapporte cette espèce au complexe du C. grevei malgache, avec lequel ils constituent le sous-genre Baracoffea Leroy (cf. tableau 4-4). C'est une espèce présentant des caractéristiques xérophytiques très marquées, à très petites feuilles et fleurissant avant l'apparition de celles-ci.

C. fadenii Bridson

Cette espèce a été décrite par Bridson (1982) à partir des

récoltes de Faden de 1970 à 1972, aux Taïta Hills (Kenya). Son existence est donc connue depuis très peu de temps. Nous l'avons récoltée dans la même station. Elle a beaucoup d'affinités morphologiques avec certains caféiers malgaches. Bridson (1982) a présenté une planche illustrant ses caractères. Il est à noter que l'une des graines dessinée l'a été à partir d'une graine de palmier dattier (Phoenix reclinata) présente sur la planche du "type" de l'espèce (observation personnelle).

C. mongensis Bridson

Il s'agit d'une forme récoltée dès 1908 par Mücke dans les Monts Usambara (Tanzanie). Elle est intermédiaire entre C. fadenii et C. zanguebariae. Elle n'a pas été retrouvée lors de notre prospection en 1982.

La plupart des autres espèces de l'Afrique de l'est peuvent se regrouper en deux complexes.

Complexe du C. zanguebariae

Dans ce complexe nous groupons trois espèces que Bridson (1982) distingue sur la base de caractères morphologiques, tout particulièrement la forme de l'inflorescence :

C. sp. A : sans pédoncule

C. pseudozanguebariae : long pédoncule

C. zanguebariae : la cyme est plus complexe (cf. illustrations de Bridson 1982) et les fruits ne sont pas pédonculés. On trouve cette forme du sud d'Utete en Tanzanie jusqu'au Mozambique.

Complexe du C. mufindiensis

Celui-ci comprendrait, d'après nous :

C. mufindiensis Hutch. et ses sous-espèces définies par Bridson (1982)

C. pawekania Bridson

Tableau 3-7 : Liste des espèces de caféiers des différentes régions d'Afrique

Afrique de l'ouest	Afrique centrale (ouest)	Afrique centrale (est)	Afrique de l'est et sud-est
<u>C. canephora</u>	<u>C. canephora</u>	<u>C. canephora</u>	<u>C. fadenii</u>
<u>C. liberica</u>	<u>C. liberica</u>	<u>C. liberica</u>	<u>C. mongensis</u>
<u>C. humilis</u>	<u>C. humilis</u>		<u>C. mufindiensis</u>
<u>C. stenophylla</u>	<u>C. congensis</u>	<u>C. congensis</u>	(complexe du)
	<u>C. brevipes</u>	<u>C. eugenioides</u>	<u>C. racemosa</u>
	<u>C. staudtii</u>		<u>C. salvatrix</u>
	<u>C. sp. C30</u>		<u>C. zanzuebariae</u>
	<u>C. sp. 34</u>		(complexe du)
		<u>C. arabica</u>	<u>C. rhamnifolia</u>
		(Ethiopie)	(Baracoffea)

Tableau 3-8 : Proximité de différentes espèces de caféiers déduite de la comparaison des "profils de restriction" des ADN mitochondriaux et chloroplastiques (d'après les données publiées par Berthou et al, 1983).

enzyme de restriction	Coffea arabica	Coffea eugenioides	Coffea congensis	Coffea canephora	Coffea liberica guinéen	Coffea liberica congolais	organite
Sal I	_____					?	chloroplaste
Hap II	_____		_____		_____	?	
Sal I	_____						mitochondrie

C. ligustroides Moore

En effet ces nombreuses formes, connues seulement par des spécimens d'herbier (à l'exception de C. mufindiensis que nous avons récolté en 1982) traduisent l'existence d'une variabilité intraspécifique beaucoup plus qu'une diversité d'espèces.

C. salvatrix, des régions frontières Zimbabwe-Mozambique et C. racemosa du Mozambique sont des espèces bien identifiées et différentes.

3. Proximité entre les espèces

La liste des espèces de caféiers présentées dans le tableau 3-7 permet de dresser un bilan de la diversité d'espèces dans les différentes régions d'Afrique. Il apparaît clairement que les différentes régions ne partagent pas la même diversité.

Différentes approches sont envisageables pour tester cette proximité. Les regroupements peuvent être établis en s'appuyant sur les caractères morphologiques des plantes, ou à partir des analyses des polymorphismes biochimiques. On peut aussi mesurer les distances entre espèces par les taux de réussite des hybridations (Louarn 1982).

Dans ce paragraphe nous allons simplement évoquer certains problèmes entrevus avec les analyses biochimiques.

Berthou et al, (1983) ont publié les résultats d'études sur les "profils de restriction" des ADN d'organites cellulaires pour plusieurs espèces de caféiers. Une présentation synthétique en est donnée dans le tableau 3-8. Selon l'enzyme de restriction ou l'organite d'où est extrait l'ADN, les rapprochements entre espèces sont plus ou moins forts. Les fragments d'ADN chloroplastiques sont identiques pour toutes les espèces étudiées quand l'enzyme Sal I est utilisé, alors que trois groupes peuvent être distingués avec l'enzyme Hpa II : C. arabica + C. eugenioides, C. congensis + C. canephora, C. liberica. Un nombre de groupes plus important est obtenu quand on compare les

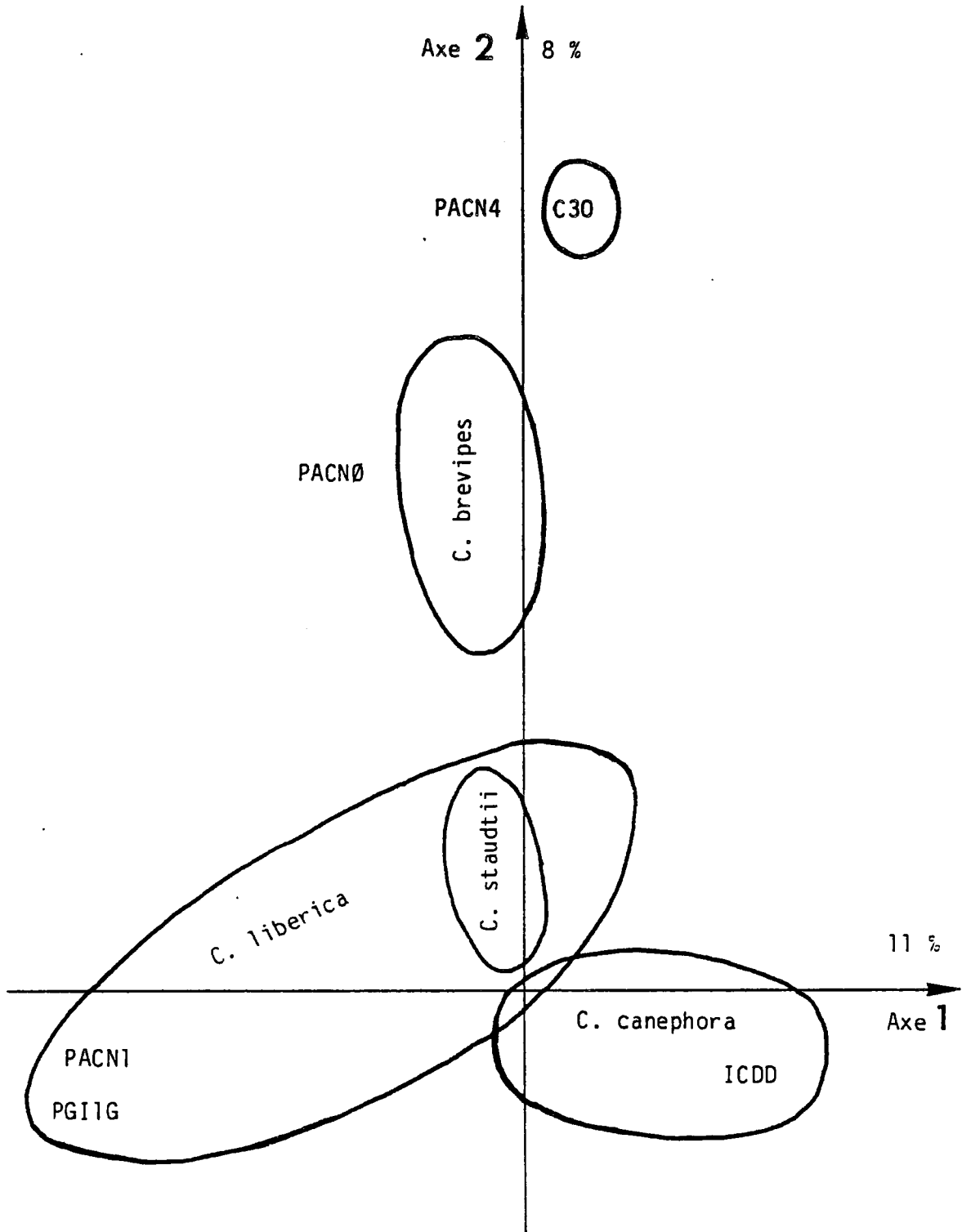


Fig. 3-5 : Proximité entre quelques espèces de la région guinéo-congolaise, d'après une A.F.C. sur cinq locus enzymatiques.

fragments d'ADN mitochondriaux provenant de l'action de l'enzyme SalI.

A partir des systèmes enzymatiques pour lesquels la lecture des zymogrammes et l'interprétation en locus et allèles sont aisées (ICD, PACN, PGD2, PGI1, PGM2), les individus de plusieurs espèces de la région Cameroun sont comparés. Les résultats sont illustrés par la fig. 3-5, où nous présentons de façon schématique les limites des groupes correspondant aux individus des différentes espèces, dans le plan des axes 1 et 2 d'une analyse factorielle des correspondances. De cette description, il ressort que, si les espèces se distinguent bien les unes des autres, les axes de différenciation sont différents. Ce ne sont pas les mêmes systèmes enzymatiques qui permettent de discriminer C. canephora et C. liberica ou C. staudtii et C. canephora. Dans cette analyse, les zymogrammes PACN jouent un rôle important.

C. CARACTERISTIQUES DES STRUCTURES DECRITES

Nous retenons des nombreuses situations présentées quelques points saillants :

- Beaucoup d'espèces montrent une variation discontinue, puisque des formes distinctes sont mises en évidence.
- Certaines discontinuités sont surtout géographiques. C'est le cas pour C. humilis.
- Deux formes peuvent coexister sur un même site. Nous l'avons vu pour les formes A et B de C. zanguebariae.
- Si pour C. stenophylla, la séparation entre les deux formes se situe au coeur de la Côte d'Ivoire, on constate que pour la plupart des espèces cette distinction est établie entre des formes guinéennes et congolaises. Tout se passe comme si les massifs forestiers ouest et centrafricains, actuellement disjoints, abritaient des formes de caféiers ayant subi des évolutions distinctes. En outre, la richesse, en nombre d'espèces de caféiers, des divers massifs forestiers, en Afrique est loin d'être uniformément distribuée (tableau 3-7).



Chapitre III

UNE AUTRE DIVERSITE : LES RELATIONS CAFEIERS-ROUILLES

Pour continuer l'étude des différents polymorphismes observables chez les caféiers, on s'intéressera dans ce chapitre aux relations des différentes espèces de caféiers avec les deux espèces de rouilles foliaires :

- Hemileia vastatrix, ou rouille orangée, la plus répandue, présente dans presque tous les pays producteurs de café, depuis qu'elle a gagné le continent sud-américain en 1970.

- Hemileia coffeicola, ou rouille farineuse, décrite par Maublanc et Roger à partir d'échantillons prélevés au Cameroun. Elle est bien connue en Afrique centrale, de l'Angola à l'Ouganda, y compris les îles Fernando Po et Sao Tomé, la Centrafrique et le Gabon (Muller 1975). Nous l'avons découverte en Côte d'Ivoire en 1975 et elle a été identifiée par le laboratoire de Phytopathologie de l'O.R.S.T.O.M. à Adiopodoumé (Lourd et Huguenin 1977). A la suite de cette publication, des recherches au Togo se sont avérées positives (Partiot et al, 1979).

Une limitation de la portée de notre travail tient au fait qu'il s'est déroulé uniquement en Côte d'Ivoire avec les formes de ces parasites existantes dans ce pays (race 2 par rapport à C. arabica). Or, l'une des particularités des rouilles en général, et de la rouille orangée des caféiers en particulier, est de présenter des races physiologiques, adaptées à certains génotypes de la plante-hôte, ce qui est la traduction d'une coévolution hôte-parasite. Alors que l'espèce C. arabica a été très abondamment étudiée de ce point de vue,

les autres espèces, celles dont nous parlerons, n'ont pas reçu la même attention. Il est donc très difficile de connaître l'importance de la spécialisation parasitaire des rouilles vis à vis de ces autres espèces.

Notre travail se présente comme une approche préliminaire à l'étude des relations "Hemileia-caféiers diploides", pour essayer de situer la diversité des comportements des différentes espèces diploides, confrontées aux formes des parasites présentes en Côte d'Ivoire.

Les faits rapportés concernent d'une part le comportement des caféiers dans les populations sylvestres, dans leur environnement d'origine, et d'autre part leur comportement en collection en Côte d'Ivoire. Les travaux effectués par la section de phytopathologie de l'O.R.S.T.O.M., à partir du matériel provenant de nos prospections, seront aussi rappelés.

A. COMPORTEMENT DES CAFÉIERS FACE AUX ROUILLES DANS LEUR MILIEU

En dehors de la Côte d'Ivoire, nous n'avons observé que des populations sylvestres de C. eugenioides attaquées par H. vastatrix au Kenya, tout particulièrement dans la région de Cheptuyet. Dans ce cas, les individus étaient très affaiblis par une exposition en pleine lumière, à la suite de l'exploitation de la forêt environnante. En général la période de prospection ne correspond pas avec celle du développement de ces parasites ; il est donc difficile de dire si une population indemne de rouille présente des caractéristiques de résistance. Toutes les autres observations présentées ont été effectuées en Côte d'Ivoire.

H. vastatrix a été observé sur quelques pieds des populations de C. canephora du centre de la Côte d'Ivoire (populations de Fourougbankoro et Logbonou). Dans les populations de C. humilis, nous avons noté la présence de H. vastatrix et H. coffeicola sans que cela compromette la survie de ces populations. Ces observations seront décrites dans le paragraphe concernant la population C. humilis de

Tiapleu. Les attaques des parasites n'ont pas le caractère d'une épidémie qui se répandrait par contagion ; au contraire, l'apparition des foyers se fait au hasard et les parasites disparaissent de la population pendant de longues périodes. H. coffeicola a été aussi caractérisée sur des arbres de la population de C. liberica du Mont Tonkoui.

Il convient de souligner que dans le genre Psilanthus affine des Coffea, on a repéré des plantes portant le parasite H. coffeicola. Dans l'espèce Psilanthus manni, des pieds infectés n'ont été remarqués que dans une seule population, celle de la forêt de la Manzan, dans l'est de la Côte d'Ivoire, à deux reprises. Chez Psilanthus ebracteolatus (ex Paracoffea ebracteolata), nous avons trouvé des arbres attaqués dans plusieurs populations. Dans cette espèce, les attaques portent sur de nombreux arbres. Le réservoir d'inoculum constitué sur cette dernière espèce est donc important.

Ces observations permettent d'affirmer que H. coffeicola n'existe pas seulement dans les plantations de caféiers cultivés mais aussi dans les populations sylvestres de Coffea et du genre affine Psilanthus. Sa présence dans toute la zone forestière ivoirienne fournit des arguments pour une implantation ancienne de la rouille farineuse dans ce pays, c'est-à-dire antérieure à la mise en culture des caféiers.

Les observations dans la nature sont forcément limitées dans le temps, et par le nombre d'espèces qu'il est possible de trouver dans une même région. Aussi, l'exposé se poursuivra par la présentation des résultats obtenus sur les plantes en collection, soit en champ, soit en ombrière.

B. COMPORTEMENT DES CAFÉIERS EN CÔTE D'IVOIRE, EN CHAMP ET EN OMBRIÈRE

1. Réactions des espèces provenant de l'ouest africain

C. humilis : dans les collections, toutes les plantes ont porté, au moins à un moment donné, des fructifications de H. vasta-

trix. Les attaques par cette rouille sont suffisamment intenses pour rendre l'observation d'attaques éventuelles de H. coffeicola difficiles à reconnaître. Au contraire, jusqu'à présent, aucune attaque de ces parasites n'a été remarquée sur les différentes provenances de C. stenophylla.

2. Réactions des espèces provenant de l'Afrique centrale

C. staudtii : les représentants de cette espèce sont fortement attaqués par H. vastatrix ; il est très difficile de connaître leur réaction à la rouille farineuse.

C. congensis : nous n'avons jamais constaté, dans nos collections, d'attaques de H. vastatrix. En revanche, la présence de H. coffeicola a été notée tant au champ qu'en ombrière. Le nombre d'arbres sensibles est très différent d'une population à l'autre et rappelle la situation déjà décrite pour le couple C. canephora-H. vastatrix pour les populations de Côte d'Ivoire.

3. Réactions des espèces provenant de l'Afrique de l'est

C. arabica : dans la collection du Mont Tonkoui, peu de lignées ne sont pas attaquées par H. vastatrix. Le degré d'attaque varie d'une lignée à l'autre. Les différences peuvent être en partie attribuées à l'état physiologique des plantes : les lignées non attaquées sont souvent celles qui ne portent aucun fruit. Au moment de la découverte de la présence de H. coffeicola dans cette collection (sur un caféier de l'espèce C. canephora), aucun des représentants de l'espèce C. arabica n'était attaqué. Quelques années plus tard, plusieurs lignées portaient cette rouille (Lourd c.p.).

C. eugenioides : dans la collection du Mont Tonkoui, Lourd (c.p.) a remarqué des arbres attaqués soit par H. vastatrix, soit par H. coffeicola, soit simultanément par les deux espèces.

C. zanguebariae : tant à Divo qu'à Man aucun plant porteur de l'une ou l'autre espèce de rouille n'a été détecté.

C. fadenii : les quelques représentants de cette espèce qui sont installés dans la collection du Mont Tonkoui sont très sensibles à H. coffeicola, mais nous n'avons jamais observé d'attaque due à H. vastatrix.

C. racemosa : cette espèce est régulièrement attaquée par H. vastatrix. Au C.I.F.C., elle est considérée comme l'hôte universellement sensible, c'est-à-dire sensible à toutes les races de rouille mises en évidence à ce jour. En champ, ses réactions à H. coffeicola sont mal connues.

C. salvatrix : sur les quelques représentants de cette espèce qui existent dans nos collections, nous n'avons jamais noté d'attaque de rouille.

4. Réactions des espèces largement répandues

Il s'agit des espèces C. canephora et C. liberica. Dans ces deux espèces, on observe des arbres sensibles et des arbres résistants à l'une et/ou l'autre des espèces de rouille. La situation pour C. canephora a déjà été décrite en détail dans un chapitre précédent.

5. Réactions des Mascarocoffea (Madagascar et région malgache)

C. humblotiana : cette espèce a été récoltée dans l'archipel des Comores. Toutes les plantes testées en Côte d'Ivoire dans la collection d'altitude au Mont Tonkoui sont sensibles à la rouille farineuse, et sont porteuses d'une grande quantité d'urédospores. Nous n'avons jamais observé d'attaques de H. vastatrix. Les mêmes plantes, dans la collection de basse altitude, présentent seulement des tuméfactions, sans production de spores.

Les quelques représentants d'autres espèces de caféiers malgaches en collection en Côte d'Ivoire sont indemnes de rouille. Il en était de même à Madagascar (Charrier 1975).

Tableau 3-9 : Comportement de différentes espèces de Coffea et Psilanthus dans les collections de Côte d'Ivoire, vis-à-vis de la rouille orangée, Hemileia vastatrix (H.V.) et de la rouille farineuse, Hemileia coffeicola (H.C.)

provenance	espèce	H.V	H.C
Afrique de l'Ouest	<i>C.humilis</i>	+	+/0
	<i>C.stenophylla</i>	0	0
Afrique Centrale	<i>C.staudtii</i>	+	?
	<i>C.congensis</i>	0	+/0
	<i>C.arabica</i>	+/0	+/0
Afrique de l'Est	<i>C.eugenioides</i> (1)	+/0	+/0
	<i>C.zanguebariae</i>	0	0
	<i>C.fadenii</i>	0	+
	<i>C.racemosa</i>	+	?
	<i>C.salvatrix</i>	0	?
Afrique occidentale et centrale	<i>C.canephora</i>	+/0	+/0
	<i>C.liberica</i>	+/0	+/0
Comores	<i>C.humblotiana</i>	0	+
Madagascar	<i>C.sp</i> (2)	0	0
Afrique de l'Ouest	<i>P.mannii</i>	0	0
	<i>P.ebracteolatus</i>	0	+

+ : sensibilité, 0 : résistance, +/- : hétérogénéité de réaction à l'intérieur d'une même espèce.

(1) observations de Lourd en Côte d'Ivoire (Lourd et Huguenin 1982)

(2) " " Charrier à Madagascar (1975)

6. Réactions des espèces du genre Psilanthus

Dans nos collections, nous avons noté des attaques de H. coffeicola sur Psilanthus ebracteolatus, suffisamment pour recueillir des quantités de spores utilisables en inoculation artificielle. Aucune des deux espèces, tant P. manni que P. ebracteolatus, n'ont manifesté de sensibilité à H. vastatrix.

Nous pouvons résumer l'ensemble des réactions enregistrées sur les différentes espèces en collection, ou dans les populations sylvestres, par le tableau suivant (tableau 3-9). C'est en général dans les espèces largement représentées en collection, comme C. arabica, C. eugenioides, C. canephora et C. liberica, que l'on trouve des réactions hétérogènes, c'est-à-dire avec à la fois des arbres sensibles et des arbres résistants (espèces notées +/- dans le tableau). Toutefois la sensibilité à H. vastatrix de tous les individus des populations de C. humilis ou la résistance de tous les pieds de C. congensis à cette même rouille portent sur un grand nombre d'arbres, plus d'une centaine. La sensibilité générale de C. humilis à H. vastatrix fait des arbres de cette espèce de très bons "pièges à rouilles", et donc un matériel privilégié pour l'étude de l'évolution de cette maladie dans les populations sylvestres. Nous voyons qu'il existe une indépendance de comportement des espèces vis-à-vis des deux espèces de rouille. La sensibilité à l'une ou l'autre n'est pas exclusive, ceci étant aussi vrai au niveau de l'espèce que de l'individu.

On ne peut identifier de liaisons entre répartition géographique des espèces et réaction de résistance de ces espèces à la rouille. Rappelons que l'aire de C. humilis, sensible à H. vastatrix, est incluse dans l'aire de C. stenophylla, espèce dont tous les représentants sont résistants. Une situation comparable existe peut-être dans le sud de l'Afrique avec les espèces C. racemosa et C. salvatrix.

On ne peut pas, non plus, déceler une liaison entre l'adaptation écologique précise d'une espèce et une sensibilité plus importante de celle-ci. C. humilis, très sensible à H. vastatrix provient

Tableau 3-10 : Résultats d'inoculation artificielle, en ombrière, sur différentes espèces de Coffea et Psilanthus par deux souches de H. coffeicola, A03 et PE. (adapté de Lourd et Huguenin 1982).

espèce	N	souche	
		A03	PE
<i>P.ebracteolatus</i>	3	0	3
<i>P.mannii</i>	2	0	0
<i>C.arabica</i>	7	5	-
<i>C.canephora</i>			
<i>sylvestres</i>	2	2	0
sélections	5	3	1
<i>C.congensis</i>	3	0	0
<i>C.eugenioides</i>	7	5	0
<i>C.humblotiana</i>	3	3	0
<i>C.humilis</i>	3	3	0
<i>C.kapakata</i>	1	1	0
<i>C.liberica</i>	3	2	0
<i>C.racemosa</i>	6	5	3
<i>C.stenophylla</i>	5	4	1
<i>C.zanguebariae</i>	3	1	1

N : effectif testé ; colonnes suivantes :
nombre de plantes sensibles observées.

d'une région à pluviométrie proche de 2000mm alors que C. racemosa également très sensible, est une espèce présentant une adaptation xérophytique marquée. Voyons maintenant comment les résultats, obtenus par inoculation artificielle avec H. coffeicola, complètent ceux que nous venons de présenter.

C. COMPORTEMENT DES DIFFERENTES ESPECES APRES INOCULATION ARTIFICIELLE PAR H. COFFEICOLA

Les inoculations artificielles, en fournissant au parasite les conditions optimales pour la réussite de l'infection, exacerbent le niveau de sensibilité des plantes à l'étude. Les résultats peuvent alors ne pas toujours être en accord avec les observations en champ. Les résultats rapportés sont ceux obtenus par Lourd et Huguenin (1982) à partir du matériel que nous leur avons fourni. Ils se résument de la façon suivante.

Deux souches de H. coffeicola ont été utilisées : la souche A03, prélevée sur Coffea, et la souche PE, prélevée sur Psilanthus ebracteolatus, soit au Mont Tonkouï, soit à la station de Man. Les inoculations sont réalisées selon le protocole décrit dans la première partie pour H. vastatrix. Dans le tableau 3-10 sont présentés les résultats obtenus à partir des caféiers provenant des populations sylvestres (à l'exception de l'espèce C. arabica pour laquelle il s'agit de variétés cultivées), et d'inoculations sur jeunes plants, en ombrière. Par la méthode d'inoculation sur feuilles détachées, Lourd et Huguenin ont montré que les résultats obtenus étaient comparables. Les réactions de sensibilité paraissent amplifiées. Certains Coffea sont alors attaqués par la souche PE, globalement moins virulente à l'égard des Coffea. C'est notamment le cas du clone A03, clone sur lequel avait été découvert H. coffeicola en Côte d'Ivoire et d'un clone de C. humilis.

Au total, les faits peuvent être présentés ainsi : le spectre d'hôtes capables de subir les attaques de H. coffeicola est très large. Aucune espèce ne présente de résistance globale de tous ses représentants à ce parasite, les résultats du tableau 3-10 pour

C. congensis étant démentis par les observations en champ et en ombrière (tableau 3-9). Il existe une différence très nette de virulence entre les deux souches de H. coffeicola, pourtant prélevées dans un même lieu. Globalement, la souche PE n'attaque que Psilanthus ebracteolatus d'où elle provient, et la souche A03, prélevée sur les Coffea, que les Coffea. Les exceptions sont intéressantes à noter car elles montrent qu'il existe des possibilités de maintien de la souche PE sur des Coffea. La souche à laquelle sont sensibles les individus de l'espèce Psilanthus manni est certainement une troisième forme, puisque dans le cadre de ces inoculations ils n'ont extériorisé aucune sensibilité, alors qu'il s'agit précisément des individus attaqués par ce parasite dans la population prospectée.

D. BILAN

Les points importants qui ressortent de cette étude peuvent être rappelés brièvement.

Les espèces de caféiers et de Psilanthus ont des comportements très variés vis à vis des rouilles orangée et farineuse. Ce polymorphisme est apparent aux niveaux population et espèce.

Les caféiers des populations sylvestres sont attaqués par les rouilles. Ces parasites peuvent donc se maintenir sur les formes sauvages des caféiers.

Les Psilanthus, genre voisin des caféiers, subissent aussi les attaques de ces parasites. Le spectre d'hôtes des rouilles n'est donc pas lié au seul genre Coffea. Les possibilités de conservation et de dispersion sont plus larges qu'il n'était admis couramment.

Dans une même station, à Man, il a été mis en évidence la présence de deux souches de H. coffeicola, d'agressivité différente. L'existence d'une seule race pour H. vastatrix, la race 2, dans cette même région, pourrait provenir du fait que les hôtes différenciels utilisés n'explorent pas la véritable variabilité de H. vastatrix en Côte d'Ivoire.

Chapitre IV

CARACTERISTIQUES DE QUELQUES POPULATIONS DE CAFEIERS

Après avoir envisagé sur un plan très général la répartition des espèces et leurs polymorphismes, nous allons présenter ici l'étude de quelques populations. Ces populations ont été choisies dans des espèces différentes pour profiter de toutes leurs particularités. Par exemple, dans la population de C. stenophylla, grâce aux récoltes sur de nombreux arbres, la diversité des comportements des descendance peut être étudiée. Dans la population de C. humilis, c'est le comportement des individus face aux rouilles qui est observé. Cette approche a évidemment ses propres limitations car il est difficile de généraliser ce qui a été vu dans une population à toute une espèce.

Trois populations seront décrites, toutes de la région de Man, en Côte d'Ivoire. Pour chacune, seront exposées la description de la biologie de ces populations puis celle de la diversité génétique, telle que les marqueurs retenus permettent de l'approcher.

A. POPULATION DE C. STENOPHYLLA DE LA FORET DE L'IRA

Cette population de C. stenophylla a été découverte dans la forêt de l'Ira, dans le même site que la population de C. canephora décrite dans la deuxième partie. La place de ces différentes espèces en fonction de la topographie a été schématisée sur la fig. 3-3. Elle est caractérisée par un nombre d'individus très important. En outre, dans cette population, un grand nombre de graines est produit, ce qui se traduit par la présence de très nombreuses plantules et jeunes plantes. Les observations des stades jeunes en sont facilitées.

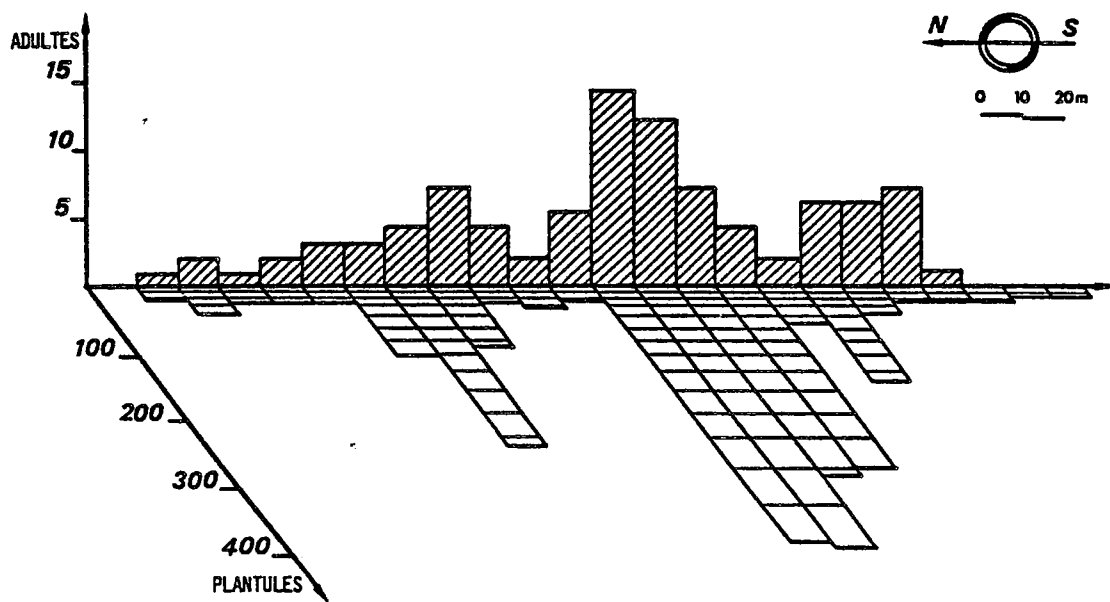


Fig. 3-6 : Répartition des *C. stenophylla* de la population de l'Ira (Côte d'Ivoire) suivant un transect nord-sud. (Les arbres adultes appartiennent aux classes 4 et 5, les plantules à la classe 1).

1. Biologie de la population

a. Population in situ

La population est composée d'un nombre d'arbres trop important pour pouvoir en faire un relevé exhaustif. Aussi, est-elle décrite à partir d'un relevé d'une bande de 3,2m de large sur une longueur totale de 330m explorant la population selon deux directions orthogonales. Ce relevé a donc porté sur 1000m² environ. Les arbres ont été classés en fonction de leur diamètre au collet, caractère facilement mesurable et bien corrélé à la hauteur de l'arbre. Les cinq classes retenues sont les suivantes :

1. moins de 6 mm
2. " " 12 mm
3. " " 25 mm
4. " " 50 mm
5. plus de 50 mm

Ce qui correspond approximativement au développement suivant des plantes :

1. plantules et plantes avec leurs premiers rameaux plagiotropes.
- 2-3. jeunes arbres ne portant jamais de fleurs.
4. arbres adultes pouvant porter quelques fleurs et très rarement des fruits.
5. arbres reproducteurs avec fleurs et fruits.

Ce ne sont que les arbres les plus âgés qui participent à la reproduction et donc à la génération suivante. Les résultats sont présentés dans le tableau 3-11 et la fig. 3-6.

La surface couverte par la population est comprise entre trois et cinq hectares, car la population reste au sommet de la colline et ne descend pas beaucoup sur les flancs de celle-ci. On passe donc des résultats du tableau précédent à ceux concernant la population tout entière en multipliant les premiers par un facteur

Tableau 3-11 : Répartition par classe des individus C. stenophylla (relevé sur 1000m² de la population).

classe	1	2	3	4	5	total
nombre de plants	3020	140	130	90	45	3425
% plants restant d'une classe à l'autre	-	4,6	93	69	50	1 → 5 1,5%

Tableau 3-12 : Effectifs estimés des différentes classes de la population de l'Ira.

classe	1	2	3	4	5	total
Effectif estimé	90 000	4 200	3 800	2 800	1 300	102 000
	-150 000	-7 000	-6 400	-4 600	-2 200	-170 000

compris entre 30 et 50.

L'effectif numérique de cette population est très élevé. C'est la plus grande population de Coffea que nous connaissons. Toutefois, la classe des arbres reproducteurs (5) est de taille beaucoup plus réduite, et c'est de celle-ci qu'il faudra tenir compte dans les calculs ultérieurs.

On a choisi d'étudier la croissance des jeunes plantes sur quelques placeaux. Ces placeaux correspondent à des carrés de 1m de côté, sur lesquels est noté le nombre de plantules trouvées en juin 1977, puis chaque année, le nombre de plantules ayant germé sur ces surfaces, le nombre de plantules disparues et la croissance des plantules restantes (nombre de noeuds, hauteur et diamètre au collet). Cette méthode permet d'appréhender la vitesse de croissance des plantules, leur taux de survie annuel, et les possibilités de renouvellement de la population.

Les placeaux ont été choisis dans des zones à forte densité de jeunes plantules en 1977. Ils fournissent une image de la densité maximum de plantules qu'il est possible d'observer dans cette population. Le nombre de plantules provenant des graines germées dans l'année varie d'une année à l'autre, avec une alternance assez régulière (tableaux 3-13 et 3-14). Ces variations traduisent les fluctuations globales de la production des arbres de la population, qui se superposent aux variations des productions individuelles.

Sur l'ensemble des cinq placeaux, on peut admettre que les effectifs restent constants. L'arrivée de nouvelles plantules compense la disparition des précédentes. Le taux de survie annuel est beaucoup plus faible chez les plantules de l'année, de 12 à 33%, que chez les plantules ayant survécu la première année. La survie entre la deuxième et la troisième année est de 47 à 100%, de 12 à 89% entre la troisième et la quatrième année.

Une fois que les plantules sont bien installées (après la première année) il est beaucoup plus difficile à d'autres plantules de

Tableau 3-13 : Evolution du nombre des plantules dans les placeaux étudiés.

numéro placeau	plantules ayant germé en :					plantules disparues en :				nombre de plantules restant en :				
	1977	1978	1979	1980	1981	1978	1979	1980	1981	1977	1978	1979	1980	1981
a	335	42	136	65	227	304	22	92	102	335	73	187	160	285
b	130	64	94	51	12	106	46	56	94	130	88	136	131	49
c	191	6	24	7	20	94	33	35	16	191	103	94	66	70
d	60	2	130	8	84	25	12	22	15	60	37	155	53	122
e	377	2	90	3+	84	268	64	51	18	377	111	137	86	152
total	1093	116	474	134	427	797	177	256	245	1093	412	709	496	678

Tableau 3-14 : Taux de survie annuel de différentes catégories de plantules.

numéro placeau	taux de survie global				taux de survie des plant. ayant germé dans l'année				taux de survie des plant. 1977			
	1978	1979	1980	1981	1978	1979	1980	1981	1978	1979	1980	1981
a	9	70	51	36	9	10	30	N.C.	9	N.C.	N.C.	N.C.
b	18	48	59	28	18	14	51	N.C.	18	100	12	N.C.
c	51	68	63	90	51	N.C.	0	N.C.	51	72	84	85
d	58	66	86	72	58	N.C.	22	N.C.	58	71	64	N.C.
e	29	42	63	79	29	N.C.	54	N.C.	29	47	89	N.C.
moyenne	33	59	64	61	33	12	31	N.C.	33	72	62	N.C.

N.C. : non calculé

réussir à se développer à cette place, puisqu'il existe déjà des plantules beaucoup plus compétitives. Ces jeunes plantules auront plus de chance de succès dans des zones vierges.

En comparant les vitesses de croissance des plantules, estimées par le nombre d'étages de feuilles, on constate que cette vitesse peut aller du simple au double, selon les placeaux. De même, en mesurant la hauteur des plantules en 1981, quatre ans après la mise en place de l'expérience, on a obtenu :

placeau 'c' : $26,0 \pm 11,5\text{cm}$

placeau 'd' : $11,3 \pm 2,8\text{cm}$

placeau 'e' : $11,4 \pm 2,9\text{cm}$

On voit donc que la hauteur des plantules du placeau 'c' est deux fois supérieure à celle des plantules des placeaux 'd' et 'e'. L'écart type de cette mesure est aussi très important dans le placeau 'c', ce qui montre la grande hétérogénéité de taille des plantules. Ces différences de comportement peuvent s'expliquer assez facilement par la différence de situation de ces placeaux, le placeau 'c' étant dans une zone bien ensoleillée, tandis que les placeaux 'd' et 'e' se trouvent dans une zone très ombrée.

On remarquera toutefois que cette différence de comportement n'affecte pas les taux de survie de ces plantules qui sont très proches dans les trois placeaux déjà cités. Les plantules de caféiers, dans des conditions peu favorables, diminuent leur vitesse de croissance sans que cela altère trop leur capacité à survivre. C'est donc une stratégie de conservation particulière, conservation qui ne pouvait être assurée par les graines qui perdent leur pouvoir germinatif rapidement.

Dans le placeau 'c', outre la hauteur, on a aussi mesuré diamètre au collet des plantules. La valeur moyenne sur cinquante plantules est de : $D = 2,9 \pm 1,1\text{mm}$. Sur ces cinquante plantules, trois ou quatre ont un diamètre au collet supérieur à 6mm ou très proche de cette valeur. Ces plantes appartiennent donc à la classe 2 définie

dans le premier paragraphe. En quatre ans, il y a donc quatre plantules sur les cent quatre vingt dix de départ, soit environ 2%, qui passent de la classe 1 à la classe 2. Ceci peut être considéré comme un maximum car elles ont bénéficié des conditions de milieu très favorables. Par ailleurs, il semble que seules ces plantes vont sortir gagnantes de la compétition entre les différentes plantules. Un faible avantage dans la vitesse de croissance peut se traduire par un très fort avantage sélectif des plantules considérées.

b. Effort reproducteur et survie de la population

Nous déduisons des observations faites pendant la période 1976-1980 que la floraison des C. stenophylla a lieu en février et quelque fois jusqu'en début mars. La maturité des fruits s'étale de la mi-novembre à la fin décembre. On n'a trouvé que peu de variation d'une année à l'autre. La différenciation des boutons floraux a lieu tardivement, en saison sèche, ce qui fait que les floraisons de C. stenophylla sont peu nombreuses, une ou deux, et très groupées. Tous les arbres fleurissent en même temps, à la reprise des premières pluies de fin de saison sèche ; elles sont suivies du "redémarrage" de la végétation. Il n'y a donc pas de phase de latence dans le développement des fruits. La chute des fruits a lieu en pleine saison sèche. Le léger séchage des fruits à terre suffit à bloquer la germination des graines jusqu'à l'arrivée des pluies, fin mars, début avril. Les jeunes plantules apparaissent entre fin mai et fin juin. On voit donc qu'il y a une bonne adaptation entre le régime des pluies de cette région et le cycle de ces caféiers C. stenophylla.

La production des arbres a été étudiée sur quarante arbres, repérés au cours de l'année 1976. Ce sont des arbres adultes dont le diamètre au collet est voisin de 10cm, ils font donc partie des plus anciens de la population. Les observations ont porté sur les récoltes des années 1976, 1977 et 1979. Sur les 40 arbres repérés :

29	ont	fructifié	en	1976
8	"	"	"	1977
9	"	"	"	1979

Le nombre d'arbres ayant fructifié au moins une fois est de	:	33
" " " " " " " deux " " "	:	11
" " " " " " " trois " " "	:	1

Pendant la période considérée plus de 80% des arbres ont fleuri. L'année 1976 semble avoir été exceptionnelle puisque près de 3/4 des arbres ont fleuri cette année là. Les autres années, entre 1/5 et 1/4 des arbres a fleuri. Certains arbres (1/5) n'ont pas produit pendant toute cette période.

Pour les arbres ayant produit en 1976 ou en 1977, on a noté le taux de fruits à deux loges, c'est-à-dire des fruits où les deux ovules se sont développés normalement.

Pour la récolte 1976 : $x = 69 \pm 12\%$ fruits à deux loges
avec une étendue de variation de 44 à 86%
et pour la récolte 1977 : les résultats sont pratiquement similaires
 $x = 68 \pm 13\%$ (47 - 86%)

Ces chiffres correspondent à ceux que l'on trouve pour les récoltes de C. canephora cultivés. On peut donc estimer qu'il n'y a pas de limitation à la pollinisation dans cette population.

Pour les arbres ayant produit en 1976 la production s'étale entre 111 graines et 12 000 graines. On a donc une variation de 1 à 100 pour le nombre de graines produites. La valeur moyenne de la production de graines par arbre, cette année-là, est de : 1800 ± 2300 . La production totale sur ces vingt-neuf arbres a été de 52 000 graines. En 1977, la production moyenne a été de : $12\ 000 \pm 2\ 200$, la production totale de : 16 000 graines. En 1976, cinq arbres sur les vingt-neuf (1/6) ont assuré la moitié de la production, l'arbre le plus productif intervenant pour le quart du total des graines produites. En 1977, un arbre sur les huit a fourni 50% de la production. On voit la part prépondérante que prennent quelques arbres dans la production de chaque année.

La répartition par classe de diamètre au collet des arbres

de la population a déjà été présentée. Si on extrapole à partir des notations faites sur l'espèce C. liberica au Mont Tonkoui, où les arbres les plus vigoureux ont eu une croissance d'environ 1mm par an au collet, les classes 1 à 5 peuvent être alors transformées en classe d'âge :

- 1 : moins de 6 ans
- 2 : entre 6 et 12 ans
- 3 : entre 12 et 25 ans
- 4 : entre 25 et 50 ans
- 5 : plus de 50 ans.

Pour avoir une connaissance complète de la population, il nous faudrait connaître le taux de "natalité" de cette population et le taux de mortalité. Nous avons estimé le taux de natalité d'une première manière, à partir du recensement de la population et du taux d'élimination des plantules estimé dans les placeaux (tableau 3-14). L'effectif de plantules a diminué entre la première et la deuxième année de 66%, puis de 25% entre la deuxième et la troisième année, soit une diminution de 6 à 1 entre le nombre de plantules ayant germé et le nombre de plantules de plus de 2 ans d'âge. Comme on peut penser que dans la classe 1, lors du recensement (tableau 3-11 et 3-12), n'ont été repérées que des plantules au moins âgées de 2 ans, le nombre de graines nécessaires pour obtenir l'effectif de la classe 1 est six fois supérieur à cet effectif soit : $6 \times 30\ 000 = 180\ 000$ graines par hectare. L'effectif des arbres reproducteurs est estimé à 450 par hectare (tableau 3-11). La production annuelle de graines par arbre, nécessaire pour obtenir un effectif de jeunes plantes de 180 000/ha est de 400 graines par arbre reproducteur (de 550 si on tient compte que seulement une fraction des arbres reproducteurs produisent des fruits, 29/40 en 1976). On est donc assez proche des chiffres obtenus sur la récolte 1976, de 1800 graines par arbre en moyenne, car il faut tenir compte du taux de germination des graines (76-98%) et du fait que la classe 5 (arbres reproducteurs) comporte des arbres plus jeunes que ceux retenus pour les observations de production.

Une autre estimation de la production de graines de la population peut être obtenue à partir du comptage des plantules dans les placeaux. En effet, sur 5m^2 on a pu dénombré 1000 plantules en 1977. Les placeaux n'ont pas été choisis au hasard mais dans des zones sans plantule des années précédentes et avec une densité importante de plantules au stade de feuille cotylédonnaire. Une hypothèse raisonnable est donc de diviser par 10 cette densité pour obtenir la densité moyenne de plantules sur l'ensemble de la population. Dans ce cas la production de graines par hectare serait donc de : $(1000 / 10 / 5) \times 10\ 000 = 200\ 000$ ce qui correspond bien à la quantité déjà trouvée au paragraphe précédent.

Le poids d'une graine de C. stenophylla est d'environ 0,1g ; la production d'un hectare de cette population est donc d'une vingtaine de kilogrammes par an de café "marchand".

Dans le recensement des arbres effectué sur 1000m^2 sur les quarante-neuf arbres appartenant à la classe 5, cinq étaient morts. Des quarante arbres de la même classe repérés en octobre 1976, trois ont disparu avant janvier 1981, donc en l'espace de quatre années. Si on admet qu'un arbre mort se maintient au maximum pendant cinq ans on a donc trouvé cinq arbres sur quarante-neuf morts en cinq ans ou plus, soit environ 2% par an, résultat très proche de celui calculé à partir de la deuxième observation $(3/40)/4 = 0,02$.

Le taux de disparition des arbres adultes est très important. Pour assurer l'équilibre de la population, le renouvellement des arbres adultes doit être très actif. A ce rythme, la population des arbres reproducteurs sera renouvelée en 50 ans environ. Les causes de la disparition de ces arbres n'ont pas pu être déterminées mais il s'agit vraisemblablement d'attaques parasitaires.

On peut donc proposer la structure suivante pour la population, à partir de 1000 graines (tableau 3-15). Il est vraisemblable que l'effectif de la population ait atteint son équilibre, car il est difficile de penser trouver plus d'arbres de cette espèce dans ce site. Si cet équilibre est atteint, le tableau précédent permet de

Tableau 3-15 : Effectifs des différentes classes d'âge dans la population C. stenophylla de l'Ira, à partir de 1000 graines germées.

classes d'âge	0-1	1-6	6-12	12-25	25-50	+50
effectif	1000	167	8	7	5	2,5

Tableau 3-16 : Nombre de familles ayant un nombre donné de plantules avec H9 > 50cm

nombre de plantules	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
nombre de familles	3	5	7	3	3	1	2	1	1	1

prévoir les taux de survie entre chaque classe et de prévoir la proportion d'arbres arrivant jusqu'au stade de la reproduction.

On a donc pu caractériser la dynamique de cette population. A partir d'un grand nombre de plantules, on ne retrouve que quelques arbres reproducteurs. Sans rechercher les facteurs de la diminution des effectifs, on peut penser qu'il s'y exercent des phénomènes de compétition : les plantes ayant une vitesse de croissance supérieure au départ dépassent les autres, disposent d'un éclaircissement supérieur et augmentent d'autant leur vitesse de croissance. Encore faut-il que, dans le site où se trouve la plantule, l'éclaircissement soit suffisant. Les facteurs limitants de la croissance sont donc internes à la population, compétition entre plantules, et externes, conditions favorables dans la forêt elle-même.

La capacité des arbres reproducteurs est telle que chaque génération peut être constituée à partir de quelques arbres mères seulement.

2. Approche du polymorphisme de la population

a. Polymorphisme enzymatique

Nous avons décrit précédemment les résultats des analyses enzymatiques de Berthou et al, (1980). Sur sept locus, analysés seul le locus ICD est polymorphe. On ne peut donc parler de polymorphisme à l'intérieur de cette population, et cet outil ne peut guère être utile à son étude.

b. Diversité mesurée par les allèles S

On a testé les groupes d'incompatibilité sur un échantillon de vingt-six arbres de cette population. Les résultats sont les suivants :

$$X_0 = 14 \text{ et } n = (1 \times 8) + (1 \times 4) + (2 \times 2) + (10 \times 1) = 26$$

soit $18 < N < 20$ et $Y = 6$ ou 7

Il ressort de cette étude que le nombre d'allèles d'incompatibilité présents dans cette grande population est faible. La diversité observée serait celle du petit nombre d'arbres fondateurs à l'origine de la population. Nous devons signaler que l'évaluation du nombre d'allèles est basée sur l'équifréquence des groupes d'incompatibilité. Cette hypothèse a été testée à partir de la méthode de calcul du χ^2 de Davies, utilisée par Campbell et Lawrence (1981). Pour une telle distribution on a trouvé un $\chi^2_{0,05} = 22,36$ et $\chi^2_{0,01} = 27,69$. Les fréquences des différents groupes ne sont donc pas égales, il en est vraisemblablement de même pour les fréquences alléliques. Le nombre d'allèles S pourrait être sous-estimé.

Notre technique d'analyse des groupes d'incompatibilité conduit à l'estimation d'une certaine diversité alors que la technique d'analyse des marqueurs électrophorétiques était inefficace dans ce cas.

c. Diversité dans les descendances

La croissance en ombrière des jeunes plantes obtenues par semis des graines récoltées sur vingt-sept arbres de la population de l'Ira a été étudiée (trente plantes par famille). Des différences significatives entre descendances ont été mises en évidence pour les six caractères de croissance retenus :

- LFC : largeur de la feuille cotylédonnaire à 5 mois
- N05 : nombre d'entre-noeuds sur le rameau orthotrope à 5 mois
- H5 : hauteur à 5 mois
- H9 : hauteur à 9 mois
- D9 : diamètre au collet à 9 mois
- NP : nombre de rameaux plagiotropes à 9 mois

Il peut être intéressant d'étudier la distribution des valeurs du caractère de hauteur H9. En effet, nous avons vu dans l'étude des placeaux que seules quelques plantules sortent gagnantes

de la compétition entre toutes les jeunes plantules ayant germé simultanément. Les plantules à forte vitesse de croissance ont alors un fort avantage sélectif. Cette différence de vitesse de croissance peut provenir d'une différence génétique ou d'une hétérogénéité dans le milieu où se trouve la plantule. Dans l'essai, nous admettons que le milieu est homogène et que toutes les différences observées sont génétiques.

On peut proposer un modèle où seules les plantes ayant atteint une certaine hauteur à 9 mois, $H_9 > 50\text{cm}$ par exemple, sortiraient gagnantes de la compétition interplantules et pourraient atteindre le stade reproducteur. Une telle compétition conserverait 10% des plantules. Avec ce modèle, la contribution de chacun des arbres mères à la génération suivantes pourrait être connue. Trois arbres mères n'ayant fourni aucune plantule de la taille requise ne participeraient pas à la prochaine génération. Les six arbres mères à l'origine des familles avec le plus grand nombre de plantules à croissance rapide (de 6 à 9 plantules par familles de 30), contribuant à 22% de l'effectif des arbres mères, interviendraient pour 44% dans la composition de la génération suivante. Si l'avantage sélectif dû à la rapidité de croissance était apporté par un allèle particulier à un locus donné, cet allèle diffuserait très vite dans la population.

d. Présence d'un gène d'albinisme

Dans la forêt, au moment de la germination des graines, on constate qu'un certain nombre de plantules présente des cotylédons sans chlorophylle, de type albinos. Ces plantules dépourvues de chlorophylle s'arrêtent de croître quand les réserves de la graine sont épuisées. Elles ne tardent pas à disparaître.

Nous avons fait des croisements entre des individus (supposés hétérozygotes) pour lesquels des plantules albinos avaient été trouvées dans leur descendance. Sur 175 descendants, nous avons obtenu 40 plantules albinos. Nous admettons alors que les plantules albinos proviennent de la présence d'un allèle récessif 'a' au locus considéré. A l'état homozygote 'aa', cet allèle peut être considéré comme

léthal. Nous avons estimé la fréquence de cet allèle dans la population :

- parmi les arbres producteurs : neuf des vingt-sept arbres dont les graines ont été semées ont fourni des plantules albinos. Ces arbres sont hétérozygotes, la fréquence de l'allèle 'a' est donc de 16,5%.

- dans la population pollinique d'où proviennent ces graines : sur un total de 1467 plantules germées, provenant d'arbres hétérozygotes, 78 étaient albinos. La fréquence allélique de 'a' dans le pollen est de l'ordre de 11%.

Les deux estimations sont suffisamment proches l'une de l'autre pour les considérer comme valables. Dans cette population, un allèle léthal existe avec une fréquence élevée, qui ne peut s'expliquer par la simple apparition d'un mutant de ce type dans la population, à moins qu'il ne soit fortement sélectionné à l'état hétérozygote.

Dans cette population, malgré un polymorphisme enzymatique très faible, une certaine diversité existe pour d'autres caractéristiques. L'analyse des teneurs en caféine de ces arbres (Berthaud et Berthou 1977) avait aussi montré une diversité importante de ces teneurs (0,9 à 1,9% MS). Pour cette espèce, tout au moins dans cette population, la liaison entre diversité enzymatique et diversité des caractères quantitatifs, morphologiques ou non, est très faible.

B. POPULATION DE C. LIBERICA AU MONT TONKOU

Dans cette population, il a été possible de faire un relevé exhaustif des arbres et des observations pendant plusieurs années, aux périodes de l'année les plus intéressantes.

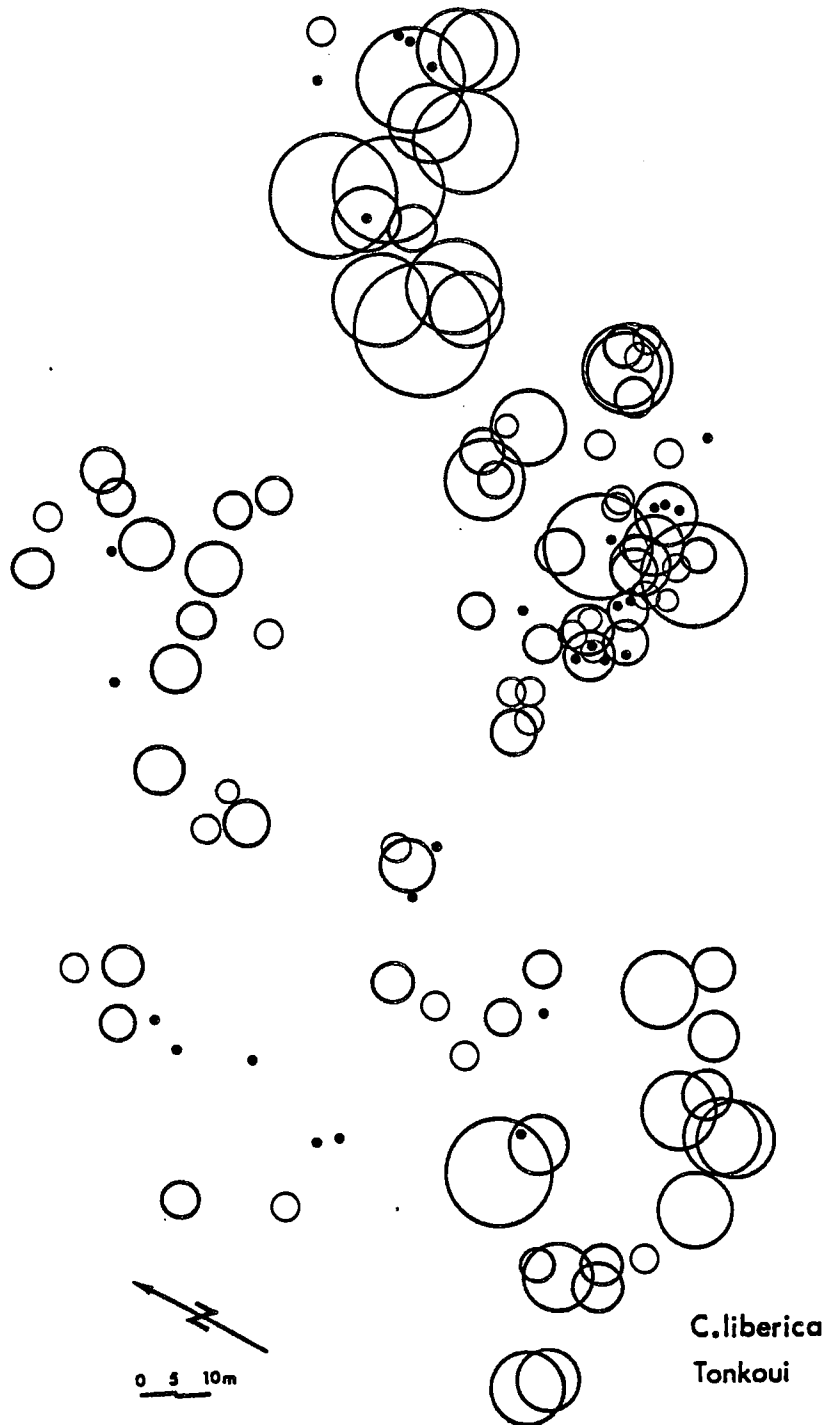


Fig. 3-7 : Plan de la population de C. liberica au Mont Tonkoui (Côte d'Ivoire).

Le centre de chaque cercle représente la position des arbres, le rayon du cercle leur hauteur.

1. Biologie de la population

a. Population en place

La population de C. liberica au Mont Tonkoui est constituée de 171 arbres repérés dans la forêt. Chaque arbre est identifié par un numéro porté sur une plaque d'aluminium. Ils sont répartis sur une surface de 2,5ha. La densité de la population est donc plus faible que celle déjà observée chez les C. stenophylla. Elle correspond à un caféier pour 150m² environ. Cette densité est loin d'être uniforme. On observe des groupements d'arbres, ayant souvent des âges similaires. Le plan de la population rend compte de cette distribution (fig. 3-7).

La répartition des arbres selon leur diamètre au collet et leur hauteur est donnée dans les tableaux 3-17 et 3-18. On constate dans cette distribution la faible participation des jeunes arbres.

La vitesse de croissance des arbres a été déduite des observations de diamètre au collet et de hauteur faites sur tous les arbres de la population en janvier 1976 et avril 1981, à cinq ans d'intervalle.

Le diamètre moyen au collet est de :

$$D_{1976} = 30,0 \pm 25,1\text{mm}$$

$$D_{1981} = 31,7 \pm 23,4\text{mm}$$

La faible augmentation constatée en cinq ans peut être attribuée en partie à la méthode de mesure. Le point de mesure du diamètre en 1976 n'a pas été repéré. Aussi, il suffit que le niveau où a été faite la dernière mesure soit différent de celui de la première mesure pour biaiser les résultats : 33 arbres sur 133 ont eu des diamètres au collet inférieurs cinq ans après ! La précision n'est suffisante que dans le cas de forte augmentation de diamètre. En effet, quelques arbres ont eu des augmentations de 4 à 5mm (tableau 3-19). On voit que pour ces arbres, l'augmentation de diamètre au collet a été environ d'1mm par an. Si on admet que seuls les arbres les plus vigoureux

Tableau 3-17 et 3-18 : Répartition en classe de hauteur et de diamètre au collet des arbres de la population C. liberica au Tonkoui.

hauteur(m)	1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10+	total
effectif	9	36	37	36	11	4	15	4	6	2	4	164
%	6	22	22	22	7	2	9	2	4	1	2	100

diamètre(mm)	10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100+	total
effectif	18	53	33	19	13	5	3	3	7	2	9	165
%	11	32	20	12	8	3	2	2	4	1	5	100

Tableau 3-19 : Augmentation en quatre ans du diamètre au collet des arbres les plus vigoureux de la population C. liberica au Tonkoui.

numéro de l'arbre	diamètre 1976	diamètre 1981	augmentation (mm)
05046	33,0	38,6	5,6
05047	24,5	29,5	5,0
05143	36,3	50,7	4,4
05178	36,5	50,5	4,0

parviennent aux stades les plus âgés, cette variation de diamètre annuel peut être prise comme unité de mesure de l'âge des arbres.

Pour le caractère de hauteur, seuls les arbres dont la hauteur n'excède pas 5m ont pu être mesurés avec précision ; au delà les mesures sont en fait des estimations visuelles de hauteur. Pour le calcul de l'augmentation de hauteur, seuls les arbres de moins de 5m ont été pris en compte. Les résultats sont les suivants :

$$H_{1976} = 2,49 \pm 1,03m$$

$$H_{1981} = 3,01 \pm 1,21m$$

L'accroissement est donc d'environ 0,1m par an. La hauteur moyenne de l'ensemble des arbres est : $H = 3,44 \pm 2,36m$. L'accroissement de hauteur annuel peut lui aussi servir d'unité de mesure de l'âge des arbres.

A partir des observations individuelles, on peut faire quelques remarques complémentaires. Certains arbres ont diminué de hauteur car l'apex a été détruit, ou le tronc a pu être couché par la chute d'un autre arbre, entraînant le démarrage d'un nouveau rejet. D'autres ont peu augmenté de hauteur tandis qu'un certain nombre avait une croissance très importante.

b. Effet reproducteur

Les floraisons dans cette population sont très tardives. Elles ont lieu en mars et avril. La maturité des fruits se produit entre le 15 avril et le 15 mai de l'année suivante. Le cycle est d'un peu plus de douze mois.

La répartition selon les classes de hauteur des arbres reproducteurs est présentée dans le tableau 3-20. Les arbres doivent avoir au moins 5m de hauteur pour entrer dans la phase reproductrice, trente-cinq arbres de cette population sont dans ce cas. Vingt et un, soit 60% ont fleuri au moins une fois pendant la période considérée. Chaque année la floraison concerne environ la moitié des arbres

Tableau 3-20 : Répartition par classe de hauteur des arbres reproducteurs de la population C. liberica au Tonkoui.

hauteur (m)	total	5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10+
effectif	21	1	5	5	2	4	-	4
%	100	5	24	24	9	19	0	19

Tableau 3-21 : Production des arbres de la population C. liberica au Tonkoui.

	1976	1977	1978	1979	1980	1981	total
nombre d'arbres producteurs	13	2	10	0	0	14	21
production totale (fruits)	915	19	284	0	0	817	2035
moyenne par arbre	70	-	28	-	-	58	-
étendue de variation	3-190	7-12	9-75	-	-	2-242	
étendue de variation du % G.C.	6-55	-	3-66			9-45	

reproducteurs. Les six arbres des deux premières classes sont ceux qui ont eu la croissance la plus forte au cours des cinq dernières années. Il y a donc une corrélation entre vigueur et production.

Les relevés de production peuvent se résumer par le tableau 3-21. Le nombre de fruits produits est réduit, ce qui explique en partie l'absence des jeunes plantules dans cette population. Trois arbres ont pris une part importante dans la production des graines. Ils ont fleuri trois fois pendant cette période et ont assuré 50% de la production de la population pendant cette période.

Comme nous l'avons déjà vu chez d'autres populations, un petit nombre d'arbres prend une part considérable dans la génération suivante. On notera que l'effectif efficace de cette population est réduit puisqu'il représente une vingtaine d'arbres et qu'il est également diminué du fait de la grande variance du nombre de graines produites par arbre.

c. Structure démographique de la population

Nous n'avons pas pu estimer le taux de "natalité" car, pendant les années d'observation, le nombre de fruits produits par an a été très faible et nous en avons récolté une grande partie pour des études en collection. Le faible nombre de plantules observé dans cette population pourrait être compensé par des taux d'élimination de plantules inférieurs à celui calculé dans la population de C. stenophylla de l'Ira. Une menace existe tout de même pour la survie de cette population.

Nous pouvons calculer un taux de "mortalité" car, au cours des cinq ans d'observation, un certain nombre d'arbres a disparu, dix au total. Ces arbres appartiennent à toutes les classes d'âge ; cela correspond à un taux de 6% sur cinq ans, soit 1% par an environ. Ce taux est proche de celui trouvé chez les C. stenophylla, de 2%, mais qui ne concernait que les arbres adultes. Avec un tel taux d'élimination et le peu de plantules observées, il semble que cette population devrait diminuer d'effectif.

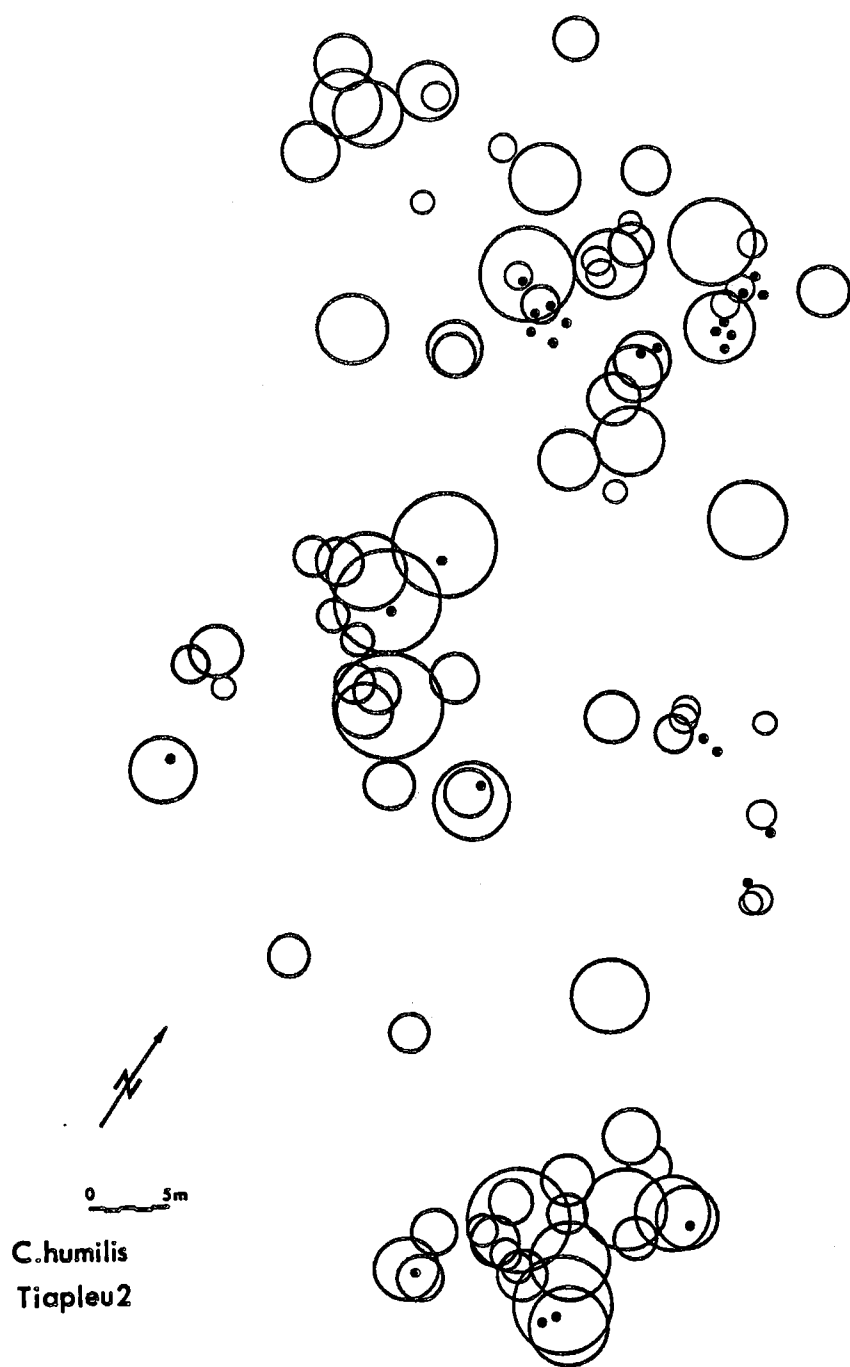


Fig. 3-8 : Plan de la population de C. humilis de la forêt de Tiapleu (Côte d'Ivoire).
Le centre de chaque cercle représente leur position, le rayon du cercle leur hauteur.

Cette population se caractérise par l'hétérogénéité de la répartition des arbres car il est facile de distinguer des "groupes" de jeunes plants et des "groupes" d'arbres reproducteurs anciens. Cette structure dans la population est pour nous le témoignage de son histoire. A chaque groupe doit correspondre un évènement dans la forêt : chute d'un arbre... Cette population est aussi remarquable par l'absence de jeunes plantules. L'explication de cette absence est encore à trouver parmi les hypothèses proposées.

2. Approche du polymorphisme de la population

a. Polymorphisme enzymatique

Nos observations manquent de précision pour fournir des estimations des différents paramètres du polymorphisme. Signalons néanmoins que quatre locus présentent deux états alléliques au minimum : PAC2, PAC3, PGI1 et PGM2.

b. Diversité mesurée par les allèles S

Dans cette population nous avons testé la présence de groupes d'incompatibilité parmi vingt-six arbres, ce qui nous conduit aux résultats ci-dessous :

$$X_0 = 20 \text{ et } n = (1 \times 4) + (1 \times 3) + (1 \times 2) + (17 \times 1) = 26$$

soit $40 < N < 60$. Le nombre d'allèles S dans la population est estimé à 10 ou 11. Il est supérieur à celui trouvé pour la population de C. stenophylla. Nous connaissons la position à l'intérieur de la population de C. liberica de tous les arbres testés. Deux arbres d'un même groupe sont éloignés de quinze mètres, deux autres d'un autre groupe sont séparés par plus d'un kilomètre. Il ne faut donc pas s'attendre à trouver une répartition des allèles S par zone.

C. POPULATION DE C. HUMILIS DANS LA FORET DE TIAPLEU

Cette population a été observée dans la forêt de Tiapleu,

pour ses caractéristiques démographiques et biologiques. L'étude du polymorphisme devait être faite sur une population voisine, transférée dans sa totalité en collection. Malheureusement, les techniques de conservation en collection de cette espèce n'étaient pas encore suffisamment au point pour permettre cette étude. Dans la population, en forêt, nous avons pu étudier le comportement des caféiers face aux rouilles H. vastatrix et H. coffeicola.

1. Biologie de la population

a. Population en place

La population a été repérée en 1976. Le relevé de la position de tous les arbres permet de proposer un plan de la population (fig. 3-8). Cette population comprend 120 arbres. Leur distribution par classe de hauteur est présentée dans le tableau 3-22. Les arbres sont répartis sur 3000m² environ, ce qui correspond à un caféier pour 25m².

La vitesse de croissance des arbres est déduite des mesures faites à quatre ans d'intervalle (mars 1976 et janvier 1980). On a trouvé :

$$\begin{aligned} H_{1976} &= 63 \pm 39\text{cm} & \text{et} & & H_{1980} - H_{1976} &= 8 \pm 6\text{cm} \\ D_{1976} &= 7,6 \pm 3,3\text{mm} & \text{et} & & D_{1980} - D_{1976} &= 1 \pm 1\text{mm} \end{aligned}$$

On peut donc utiliser, comme unité de mesure de l'âge des plantes, l'accroissement de diamètre au collet ou de hauteur, avec les valeurs de 0,25mm pour le diamètre au collet et 2cm pour la hauteur par an. Par cette méthode on obtient une estimation de l'âge moyen des arbres de la population proche de trente ans.

b. Effort reproducteur

En 1976, les floraisons ont eu lieu en mars ; en 1978, elles n'étaient pas encore achevées fin mars. En 1979, elles se sont poursuivies jusqu'à la fin d'avril. La maturité a commencé, en 1976,

début octobre et s'est achevée fin novembre. En 1977, les fruits ont mûri à la même époque. On observe parfois des fruits mûrs en mars. Ils proviennent vraisemblablement de floraisons ayant eu lieu au mois d'août, pendant la petite saison sèche. La durée totale du cycle floraison-fructification a une durée totale de huit mois environ.

Chez cette espèce, la floraison est donc en général tardive, c'est-à-dire provoquée par les premières pluies de la fin de la saison sèche. La maturité des fruits se situe au début de la saison sèche. La germination des graines n'a lieu qu'au début de la saison des pluies suivante. Il existe une phase de latence de trois ou quatre mois pour les graines. La germination est inhibée par la déshydratation des fruits comme nous l'avons déjà observé chez C. stenophylla.

Dans le tableau 3-22 sont présentées les relations entre la distribution des classes de hauteur (âge) des arbres et leur capacité à fleurir et à fructifier. Même des arbres jeunes peuvent fleurir et fructifier. En effet, chez cette espèce, les fruits peuvent être portés par la tige orthotrope. Il n'est pas nécessaire que la plante ait déjà différencié des rameaux plagiotropes pour devenir reproductrice. On admettra tout de même qu'en moyenne, il faut attendre qu'une plante ait une hauteur de 30 à 40cm pour qu'elle fleurisse, ce qui doit correspondre à un âge de 15 à 20 ans. Selon les années, la production de fruits est très variable : de 0 à 49 fruits. Sur cinq ans, elle a été de 134 fruits environ. Le nombre de fruits produits pendant cette période est donc du même ordre de grandeur que le nombre d'arbres de la population. Le renouvellement et l'expansion de la population sont limités par cette capacité de reproduction très faible.

La répartition des arbres selon leur production (tableau 3-23) sur les cinq ans d'observation fait apparaître une grande dispersion, selon les arbres, des quantités de fruits produites. Les quatre arbres ayant produit 9 fruits et plus ont contribué pour 40% à la production totale. Par ailleurs, on remarquera le nombre important d'arbres de la population ayant fleuri ou fructifié : 68% des arbres ont fleuri au moins une fois ; 41% ont produit au moins un fruit.

Tableau 3-22 : Caractéristiques des arbres de la population C. humilis de Tiapleu : floraison-production-hauteur pour la période 1976-1981.

	n	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	100-129	120-139	140-159	160-179
arbres n'ayant pas fleuri	36	14	7	6	4	2	0	3					
arbres ayant fleuri sans fruit	30	0	1	3	5	5	2	4	0	6	2	2	0
arbres ayant fructifié	48	1	1	2	2	6	4	9	9	9	1	1	3
total	114	15	9	11	11	13	6	9	16	15	3	3	3

Tableau 3-23 : Répartition selon le nombre de fruits produits des arbres de la population C. humilis de Tiapleu.

année	nombre d'arbres ayant produit : fruits									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9 et +
1976	100	10	4	2	1	0	1	1	1	0
1977	100	14	1	3	1	0	1	0	0	0
1981	107	8	3	1	0	0	0	0	0	1
total	71	26	10	5	3	1	0	0	0	4

L'effectif efficace de cette population est donc important par rapport au nombre total d'individus. Les arbres ayant produit de nombreux fruits sont pour la plupart des arbres ayant bénéficié de conditions exceptionnelles d'ensoleillement à la suite de la chute de quelques grands arbres.

A la suite de la fructification des arbres en 1976, ont été observées la chute des fruits et les plantules correspondantes qui se sont développées en 1977. Les années suivantes, malgré une certaine production de fruits, nous n'avons pas pu découvrir de nouvelles plantules. Le bilan en 1981 s'élève à 17 plantules dont la taille varie entre 10 et 15cm. Notre estimation d'un taux de croissance annuel de 2cm semble assez proche de ce qu'on peut observer puisque ces plantules sont âgées de quatre ans. Le taux de survie des plantules est très bon puisque les 17 plants proviennent seulement de 22 plantules, ayant germé à partir de 64 fruits. La population étant de 120 arbres, l'âge moyen d'une plante estimée à 30 ans, le taux de renouvellement doit être de 4 individus par an soit 16 individus sur une période de quatre ans. L'ordre de grandeur est bien comparable au nombre de nouvelles plantules observées dans la population.

Pendant la période considérée, cinq arbres ont disparu de la population ce qui correspond à un taux de mortalité de 1% par an environ. Pour maintenir l'effectif de la population en équilibre avec un tel taux de mortalité, une faible production de fruits peut suffire.

c. Caractéristiques de la population

On peut rappeler ici les principales caractéristiques de cette population de C. humilis :

- Cette population d'effectif important, est établie sur une superficie assez restreinte. L'interpollinisation des différents arbres est facilitée.
- La production de fruits sur l'ensemble de la population

est faible, mais elle ne compromet pas le renouvellement de la population car le taux de perte parmi les plantules provenant de ces fruits est très peu élevé, par rapport à ce qui a été observé dans les populations d'autres espèces de caféiers.

- Il est à remarquer la contribution génétique majoritaire de certains arbres à la constitution de la génération suivante et aussi la très forte proportion des arbres de la population qui intervient dans la reproduction.

- Les arbres ayant produit abondamment sont des plantes qui se sont trouvées dans des zones très éclairées, souvent à la suite de chutes d'arbres. L'avantage ainsi obtenu ne doit rien à une capacité supérieure de ces génotypes à se reproduire. Aussi, de nombreuses fluctuations dans les fréquences alléliques dans de telles populations peuvent-elles être des fluctuations aléatoires.

2. Confrontations Rouilles-Caféiers

Nous avons déjà signalé (chapitre III) que les représentants de cette espèce sont de très bons "pièges à rouilles". Les limitations au développement de la rouille ne sont dues qu'au milieu extérieur. La situation est donc favorable pour étudier les modalités de dispersion des rouilles dans une population, ce que nous avons fait de 1976 à 1981, dans la population de Tiapleu.

Il n'existe pas de période d'attaque maximum dans l'année. Le niveau d'infestation de la population dépend de l'ensemble des conditions climatiques de l'année. Les attaques ont été plus importantes en 1976 (H. vastatrix, 10% des arbres) et en 1981 (H. coffeicola, 5% des arbres). Les individus infectés se recrutent dans toutes les catégories d'âge. Souvent, les arbres sont attaqués isolément, mais un petit foyer s'est bien développé sur un groupe de quelques caféiers, très exposés à la lumière, à la suite de la chute d'un arbre. Sur les cinq années d'observations, vingt-cinq arbres, sur les cent-vingts que compte cette population, ont été infectés au moins une fois par les rouilles. On note la disparition de la maladie pendant des périodes assez longues (plus de six mois). L'absence de feuilles portant des spores peut provenir de l'absence d'infection ou

de la chute rapide des feuilles infectées par la rouille.

Malgré la grande sensibilité de tous ces arbres, les attaques de rouille n'ont pas les caractéristiques d'une épidémie qui s'étendrait par contagion d'un arbre à l'autre. Les pieds semblent attaqués au hasard. Dans ce contexte, l'apparition d'un gène de résistance chez un individu de la population ne lui apporterait qu'une amélioration très faible de sa valeur sélective. Les chances de diffusion de ce mutant seraient très limitées.

D. PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS DE CAFEIERS

A partir de l'étude de la croissance des arbres, nous avons pu estimer l'âge moyen des populations de Coffea. Pour les espèces considérées il est proche de trente ans. Le taux de renouvellement de ces populations est de un à deux pour cent, c'est-à-dire qu'en cinquante ans, ou au maximum en cent ans, tous les arbres d'une population auront été remplacés. Ces valeurs sont en accord avec le taux de renouvellement des arbres de la forêt dans son ensemble.

Le stade reproducteur est un état qui n'est pas atteint au même stade morphologique pour toutes les espèces. Chez C. humilis, beaucoup d'arbres portent déjà des fleurs et des fruits sur la tige principale, en l'absence de tout rameau plagiotrope. Chez C. canephora et chez C. liberica, le phénomène de cauliflorie étant très rare, l'apparition de fleurs et de fruits est liée à l'apparition des rameaux plagiotropes. Pour C. stenophylla, le stade reproducteur n'est atteint que bien après l'apparition des rameaux plagiotropes. Toutefois, l'âge à partir duquel est atteint le stade reproducteur n'est peut être pas très différent d'une espèce à l'autre. Il pourrait débiter vers dix ou quinze ans.

L'effectif des arbres reproducteurs varie d'une année à l'autre. Chaque année des arbres différents participent aux fécondations. Il est donc bien difficile de définir et d'estimer le nombre d'arbres efficaces d'une population.

L'ordre de grandeur de la capacité de reproduction d'un arbre est différent d'une espèce à une autre. Pour C. stenophylla, le nombre de graines produites par un arbre pris parmi les plus productifs est comparable à l'effectif des arbres adultes de la population. C'est aussi le cas pour C. liberica et C. canephora. L'excédent reproducteur est énorme, et en même temps la participation aux nouvelles générations peut être le fait de quelques arbres. Quelle est l'importance génétique de cette observation par rapport à celle que nous avons faite sur les C. canephora où la pollinisation de ces arbres est le fait de nombreux géniteurs. Une modélisation du fonctionnement de ces populations conduirait à des résultats intéressants qu'il faudrait mettre en parallèle avec ceux obtenus chez C. humilis. En effet, dans cette espèce, la production de fruits est répartie sur un grand nombre d'arbres de la population, tous porteurs de quelques fruits. Le nombre de fruits produits par an dans la population est de l'ordre de grandeur de l'effectif de cette population.

Si l'estimation du nombre d'allèles S présents dans une population est une bonne approche du nombre d'arbres fondateurs de la population, nous devons en déduire que ces populations sont établies à partir de peu d'arbres, de trois à six arbres, dans les deux populations testées.

A l'intérieur d'une population, la liaison entre la diversité enzymatique et les autres diversités n'est pas toujours forte, comme nous l'avons constaté dans la population de C. stenophylla.

Chapitre V

DISPERSION ET ECHANGES GENETIQUES

Dans ce chapitre, nous présenterons différents mécanismes de dispersion que nous avons vus en action dans les populations sylvestres de caféiers. Cette dispersion conduit aussi à la formation de populations multispécifiques dont nous évoquerons l'existence et le fonctionnement.

A. MECANISMES DE DISPERSION

1. Dispersion par voie végétative

a. Par marcottage

Il s'agit de la reconstitution d'une plante à partir d'une portion de tige. Chez C. humilis et P. ebracteolatus, les plantes dont la tige est en contact avec le sol peuvent différencier au niveau des entre-noeuds une racine pivotante et une nouvelle tige amenant la reconstitution d'une nouvelle plante. Si le contact avec le sol se fait sur plusieurs noeuds, ce sont plusieurs individus qui peuvent être obtenus à partir du même pied.

Comme noté par leur collecteur, N. Hallé, sur les échantillons de l'espèce affine de C. humilis, originaires du Gabon, il se différencie des racines adventices aux entre-noeuds où la matière organique a été retenue par les feuilles, auriculées comme celles de C. humilis. Ce phénomène de rhizogénèse a été aussi observé dans les

conditions de nos bacs de bouturage, c'est-à-dire un milieu très humide, comme celui où vivent C. humilis et l'espèce affine de C. humilis.

Le marcottage nous paraît jouer un rôle dans la survie de certains géotypes, tout en accroissant leur chance de participer aux générations ultérieures.

b. Par drageonnage

Cette reconstitution de plante à partir d'une racine a été remarquée chez C. zanguebariae, au Kenya, pour les populations vivant sur des récifs coralliens fossiles. Le sol ne se trouve que dans les cavités de la roche, et non à sa surface. Les plantes de cette espèce émettent des racines traçantes. Au niveau d'une cavité, la racine s'enfonce dans le sol et différencie une nouvelle tige. Le système de colonisation adopté par cette espèce est donc particulièrement efficace.

2. Dispersion par fruits et graines

a. Dispersion par gravité

Dans les populations sylvestres, la plupart des plantules se retrouvent sous les arbres mères. En général, la dispersion est très limitée ; l'effort reproductif de la population est orienté vers le maintien de la population en place. Cela est parfaitement clair dans la fig. 3-6, où les effectifs maximums de plantules se trouvent dans les zones où les arbres adultes sont les plus nombreux. Cette observation apparemment "triviale" n'était pas la plus évidente à la vue des plantules dans la population. La dispersion des plantules paraissait beaucoup plus homogène sur l'ensemble de la population qu'elle ne l'est en réalité.

b. Dispersion "au fil de l'eau"

Nous avons exposé (Berthaud et Guillaumet 1978) nos observa-

tions sur la dispersion de C. congensis, espèce typiquement ripicole. L'époque de maturité des fruits est synchrone de la période des hautes eaux des rivières dont les berges forment l'habitat de cette espèce. La chute des fruits a donc lieu, pour une part, dans l'eau. Les courants peuvent transporter les fruits sur d'autres berges ou îles des rivières et fleuves de ces régions. Les migrations entre populations de C. congensis devraient donc avoir lieu préférentiellement de l'amont vers l'aval.

c. Dispersion par les animaux

Van der Pijls (1969) a proposé un classement des végétaux selon le type de dispersion et les caractéristiques adaptatives correspondantes. Il retient comme "syndrome" d'une dispersion par les oiseaux : dès fruits succulents, de couleur rouge ou noire.

Chez les caféiers ce sont les couleurs que l'on trouve pour les espèces originaires du centre ou de l'ouest de l'Afrique. Les oiseaux pourraient avoir un rôle dans la dispersion des caféiers de ces régions. Dans l'est de l'Afrique et à Madagascar, les couleurs de fruits sont beaucoup plus ternes, et les transports par les oiseaux peut-être moins actifs. Les fruits de caféiers à l'exception de ceux de C. liberica, chutent très rapidement ; ils peuvent donc être consommés par d'autres animaux présents dans le sous-bois : antilopes, rats, etc...

Quelle est l'importance de cette dispersion par les animaux ? On ne peut fournir d'estimation de la fréquence de ce type de dispersion car ces événements se produisent avec une probabilité très faible par rapport à la probabilité d'une graine de rester au pied de l'arbre. Toutefois, cette probabilité faible est compensée par le fait que la graine ingérée par l'animal peut être rejetée en un site éloigné de la population de départ. Une justification a posteriori de ce type de dispersion est l'existence d'arbres "relais" que nous avons relevée (Berthaud et Guillaumet 1978) entre les populations proprement dites. Ces arbres proviennent d'une action de dispersion.

d. Dispersion et conservation des graines

La période de maturité des fruits ne correspond pas pour toutes les espèces à la meilleure période, dans le cycle des saisons, pour la germination des graines. Or, chez les caféiers aucune dormance n'a été observée dans les graines, et le pouvoir germinatif après récolte diminue très vite et devient pratiquement nul au bout d'un ou deux mois. Nous avons remarqué chez les C. stenophylla une levée synchrone des plantules. D'après les délais connus de germination des graines, on en déduit que le début de la germination correspond au début de la saison des pluies, c'est-à-dire vers avril-mai dans la région considérée. Que se passe-t-il alors pendant la période sèche entre la chute des fruits, fin décembre-début janvier, et la germination ? Les fruits après leur chute se retrouvent sous la litière. Grâce à leur pulpe riche en eau et à l'effet de la litière, les graines de ces fruits gardent une teneur en eau importante, de l'ordre de 40%, et se maintiennent ainsi pendant toute la saison sèche. Ces conditions sont semblables au meilleur traitement trouvé de façon expérimentale (Couturon 1980) pour la conservation des graines (cf. première partie).

La conservation des graines dans la litière permet de compenser le manque de synchronisme entre la maturité des fruits et l'apparition des conditions favorables à la germination des graines. Cette disposition introduit beaucoup plus de souplesse pour l'adaptation du cycle de la plante aux conditions climatiques.

3. Dispersion par les pollens

La dispersion des pollens des caféiers a été étudiée dans les plantations de C. canephora, par piègeage à Java, et par marquage isotopique à Madagascar par Charrier (1971). La masse pollinique produite par un arbre ne diffuse que très peu autour de cet arbre, sur quelques mètres, et cette diffusion est très liée aux conditions météorologiques qui déterminent l'activité des insectes vecteurs. Toutefois, la quantité de pollen émise diminue très rapidement quand

On s'éloigne de l'arbre, on atteint très vite le seuil de bruit de fond, et on ne peut évaluer par cette méthode le devenir des grains de pollen transportés sur des distances plus importantes.

Pour le transport de pollen en forêt, aucune information n'a pu être recueillie dans la littérature. Les seules informations disponibles sont celles obtenues par nos observations des populations sylvestres. Aucune notation sur le type de vecteur du pollen n'a été faite. Les informations proviennent surtout de l'observation des descendances de C. canephora (cf. deuxième partie). Rappelons les principaux résultats :

- Quand les arbres sont très proches les uns des autres, la densité pollinique est suffisante pour que les fécondations réussissent à partir du pollen de ce groupe d'arbres.

- Quand les arbres sont plus distants, la pollinisation devient un facteur limitant. L'arbre reçoit le pollen utile de sources variées. A l'intérieur de la population, il peut parcourir de quarante à quatre-vingts mètres, mais le pollen efficace peut aussi provenir d'autres populations, et donc parcourir des centaines de mètres ou même quelques kilomètres.

L'observation des autres espèces de caféiers nous apporte des informations complémentaires :

- Un facteur limitant à la production de fruits dans la population de C. liberica du Mont Tonkoui peut être l'apport de pollen. Sur un arbre, lors des floraisons 1978, étaient comparés les taux de nouaison sur des fleurs laissées en fécondation libre et d'autres fécondées par un pollen connu.

	fleurs	fruits noués
<u>C. liberica</u> 05011 fécondation libre	95	1
<u>C. liberica</u> 05011 x <u>C. canephora</u> IF182	77	18
<u>C. liberica</u> 05011 x <u>C. liberica</u> 05875	62	29

Le taux de réussite des fécondations libres est particulièrement

faible. Le transport du pollen est bien un facteur limitant de la pollinisation dans cette population.

• L'apport de pollen peut provenir d'arbres éloignés : Dans la forêt de Taï (Côte d'Ivoire), on ne trouve pas de grandes populations mais plutôt des rassemblements de quelques arbres, et aussi des arbres isolés ou "arbres relais". Ainsi l'arbre 05247 a donné une production importante de graines (1200 avec un taux de caracoli de 24%) indiquant une pollinisation normale. Cet arbre, auto-incompatible, n'est entouré que d'un arbre d'âge et de taille comparables, et d'un autre beaucoup plus jeune, mais tout de même au stade reproducteur. On pouvait penser que cet arbre n'avait reçu de pollens que de ses plus proches voisins.

Les tests d'incompatibilité dans sa descendance ($n = 26$) montrent qu'il existe neuf groupes répartis comme suit :

$$n = (1 \times 6) + (2 \times 5) + (1 \times 4) + (1 \times 2) + (4 \times 1) = 26 \text{ et } X_0 = 9$$

Le nombre total d'allèles S apportés par les pollens est donc proche ou égal à 5, ce qui ne peut s'expliquer que par l'intervention d'arbres éloignés, autres que ceux repérés aux alentours du 05247.

Cette hypothèse reçoit une confirmation par l'analyse du polymorphisme enzymatique. Dans cette descendance, tous les individus ont le même génotype qui est aussi celui du parent femelle 05247 et des parents mâles putatifs, à l'exception d'un descendant qui présente un génotype hétérozygote au locus PGD2. Cet individu est classé dans la série des groupes d'incompatibilité à arbre unique. Ce descendant provient donc bien d'une pollinisation par un arbre éloigné, extérieur à la population.

Pour l'espèce C. liberica, comme pour C. canephora (cf. deuxième partie), les pollens peuvent donc migrer à des distances importantes, plusieurs fois la distance entre arbres d'une même population. On peut donc penser qu'il en est de même pour d'autres espèces de caféiers.

B. ECHANGES GENETIQUES INTERSPECIFIQUES

Les différentes possibilités de dispersion des caféiers viennent d'être évoquées. Cette dispersion amène les caféiers à tester de nouveaux milieux et aussi à migrer entre des populations d'espèces différentes. Quels sont alors les échanges interspécifiques possibles ou constatés ?

A la suite de nos missions de prospection, nous pouvons affirmer que des populations multispécifiques de caféiers existent effectivement. Nous avons rencontré les associations suivantes :

- C. liberica + C. canephora (Gbauleu, Côte d'Ivoire)
- C. liberica + C. humilis (Taï, Côte d'Ivoire)
- C. liberica + C. stenophylla + C. canephora (Ira, Côte d'Ivoire)
- C. liberica + C. congensis + C. canephora (Bangui, Centrafrique)

A Madagascar, des associations variées entre espèces ont également été observées. Par ailleurs, Thomas (1944), en Ouganda, signale l'existence des associations de C. canephora avec C. liberica ou C. eugenioides. A partir de ces observations, nous pouvons formuler les remarques suivantes.

L'hybridation interspécifique dans les populations naturelles est un phénomène rare mais réel. En Côte d'Ivoire, si nous n'avons jamais trouvé de plantes hybrides dans les populations multispécifiques, nous les avons détectées à partir des semis de graines provenant des plantes de ces populations. Les hybrides interspécifiques correspondent à un stade transitoire ; la probabilité de les observer dans les conditions naturelles est donc faible.

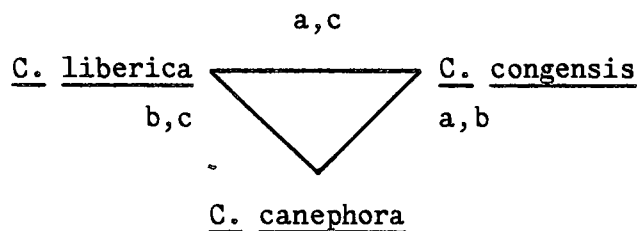
De nombreux facteurs limitant les échanges génétiques dans les populations multispécifiques peuvent être mis en évidence. Nous avons déjà proposé trois mécanismes actifs possibles, constatés en Centrafrique (Berthaud et Guillaumet 1978) :

a) Des localisations différentes : C. liberica et C. canephora peuvent coexister, mais non avec C. congensis : leurs besoins écologiques sont différents (cf. chapitre I et fig. 3-4).

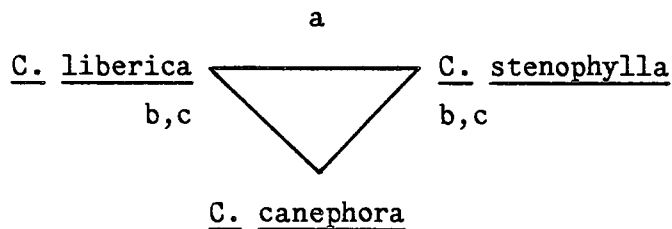
b) Un décalage des périodes de floraison : La période de floraison maximale de C. canephora est antérieure à celles des C. congensis et C. liberica.

c) Des différences entre les durées d'épanouissement : L'anthèse se fait six jours après l'induction par la pluie chez C. liberica, sept jours après pour les deux autres espèces.

Entre les trois espèces citées, les mécanismes actifs se distribuent de la façon suivante :



En Côte d'Ivoire, dans la forêt de l'Ira, ces mécanismes fonctionnent aussi, au moins b et c entre C. canephora d'une part et C. liberica ou C. stenophylla de l'autre.



Ces mécanismes ont parfois des "ratés". La preuve en est apportée par l'étude d'une descendance de C. canephora de la forêt de l'Ira. Parmi les graines provenant de la première floraison du C. canephora 02111 en 1976, on a trouvé un hybride C. canephora x C. stenophylla pour 30 plantules repiquées, et 10 hybrides sur 53 graines pour celles de la deuxième floraison. En 1978, à partir des récoltes

sur quatre arbres, deux cent huit plantules ont été repiquées, aucune ne présentait un phénotype hybride.

Ces mécanismes d'isolement presque "physiques" pourraient s'accompagner de systèmes d'incompatibilité interspécifique. C'est tout au moins la lecture que nous faisons de certains résultats publiés par Charrier (1978) et Louarn (1982) concernant les taux de réussite des combinaisons interspécifiques contrôlées. En effet, on peut montrer que les combinaisons où C. eugenioides est l'un des parents ont toujours un meilleur taux de réussite que les combinaisons où intervient C. canephora. Un système d'incompatibilité interspécifique pourrait être plus actif chez C. canephora que chez C. eugenioides.

Tous les mécanismes évoqués limitent les échanges entre espèces différentes, sans les empêcher totalement. Les possibilités d'échanges génétiques entre espèces de caféiers, dans les populations sylvestres sont donc une réalité.



Quatrième partie :

Discussion - Conclusions

Quatrième Partie

DISCUSSION CONCLUSIONS

Dans notre discussion, nous n'aborderons pas tous les thèmes auxquels nous avons été confrontés lors de la présentation des résultats. Nous avons choisi de discuter ces résultats en les regardant sous trois angles différents car nous voudrions répondre à des questions que se posent :

● Le généticien des populations

Quelle image peut-on retenir d'une population de caféiers ? Comment se réalisent les échanges géniques entre populations ? Quels sont les modèles de structures génétiques chez les espèces de caféiers ?

● L'évolutionniste

Les connaissances actuelles sur le genre Coffea et les données acquises sur la flore forestière africaine permettent-elles de proposer une histoire des espèces de caféiers et une classification des caféiers qui la reflète ?

Les parasites ont-ils suivi l'évolution des caféiers ou ont-ils une origine liée à la mise en culture de ceux-ci ?

● Le sélectionneur

Le matériel collecté et analysé est-il nouveau, différent de celui existant dans les anciennes collections ? La disponibilité de

ce matériel permet-il de concevoir de nouveaux schémas pour l'amélioration de cette plante ? Les schémas peuvent-ils avoir une valeur plus générale et s'appliquer à d'autres plantes ?

Espérons qu'à la fin de cette discussion, nous aurons réussi à montrer que ces trois spécialités se complètent, et que leurs apports respectifs sont nécessaires à une connaissance globale d'un complexe d'espèces et à son utilisation pour l'amélioration des plantes.

Chapitre I

DIVERSITE PRESENTE DES POPULATIONS DE CAFEIERS

Dans ce chapitre, nous allons discuter de nos résultats concernant les populations de caféiers, des possibilités de maintien de leur polymorphisme, et des modèles de structures d'espèces.

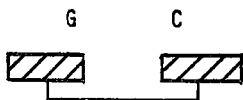
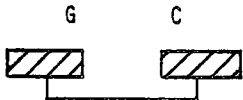
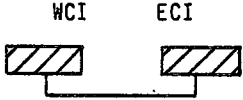


A. "MODELES" D'ESPECES

Nous avons présenté au cours de l'exposé des résultats la structure du polymorphisme de différentes espèces, ainsi que diverses autres caractéristiques, telles les aires de répartition et la réalité des flux géniques. Rappelons très brièvement quelques-unes des situations qui nous paraissent les plus caractéristiques. Nous essayerons de voir comment elles peuvent se généraliser, c'est-à-dire quels sont les différents modèles qui pourraient être proposés. Examinons donc les différentes situations récapitulées dans le tableau 4-1.

C. congensis

C'est une espèce à aire de répartition limitée, dont la fécondité est importante, et qui ne présente pas de partition de la diversité isozymique (tout au moins pour les quatre populations analysées, qui ne proviennent que d'une partie de l'aire). Chaque population contient à peu près toute la diversité isozymique de l'espèce. C'est ce qu'exprime le rapport NMAP/NMAS peu différent de 1. C. eugenioides est encore mal connu mais pourrait présenter le même modèle.

Tableau 4-1 : Récapitulation des caractéristiques de différentes espèces de caféiers.

espèce	répartition	structure de la diversité	NMA pop.	NMA espèce	fécondité
<u>C. canephora</u>	massif forestier ouest et centre africain		1,7	3,5	1000 : 1
<u>C. liberica</u>	africain		1,8*	3,1*	500 : 1
<u>C. stenophylla</u>	massif forestier ouest africain		1,1*	2,0*	10 000 : 1
<u>C. humilis</u>	Liberia Côte d'Ivoire		2,4*	3,1*	20 : 1
<u>C. congensis</u>	cuvette congolaise		1,7*	1,9*	500 : 1

G : groupe guinéen C : groupe congolais

WCI: forme de l'ouest de la Côte d'Ivoire

ECI: " l'est " " "

NMA: nombre moyen d'allèles par locus (par population/espèce)

* : calculé à partir des données publiées par Berthou et al, (1980).

C. humilis

Le modèle est proche de celui de C. congensis, mais la diversité intra-population est supérieure, ainsi que la diversité de l'espèce. Elle est comparable à celle des espèces C. canephora ou C. liberica qui ont des aires de répartition très larges. La fécondité est extrêmement faible. Ce modèle ne tient compte que de la forme "guinéenne". Si on y intègre la forme "congolaise", une structure en deux groupes a une bonne probabilité d'être observée. L'aire de répartition est alors formée de deux zones éloignées de plus de 2000km. Comment une espèce avec une aussi faible fécondité a-t-elle pu occuper un tel territoire ?

C. stenophylla

C'est l'espèce qui présente la situation la plus originale que nous ayons trouvée. Dans son aire, limitée au massif ouest-africain, deux groupes sont présents. Comme nous l'avons signalé, et comme le rappellent les valeurs NMAP et NMAPS du tableau 4-1, ces deux groupes sont porteurs d'un seul allèle par locus, différant d'un groupe à l'autre. Une telle structure témoigne donc d'un isolement total entre ces deux groupes, alors qu'actuellement ils ne sont séparés que de deux cents kilomètres environ, d'après la carte publiée par Portères (1937). La très forte fécondité que nous avons observée pourrait être la base d'une dispersion s'appuyant sur quelques génotypes seulement, et tendant à diminuer la diversité des populations. Cette espèce est autoincompatible, comme les autres espèces étudiées.

C. arabica, bien que polyploïde et autogame, reprend le même modèle, dans la mesure où une diversité enzymatique très faible a été remarquée chez cette espèce. La différence provient du fait que, jusqu'à présent, un seul groupe a été mis en évidence.

C. canephora et C. liberica

D'après nos résultats, nous pouvons dire que ces deux espèces fonctionnent à partir d'un modèle identique. Elles ont une

même aire de répartition et une structuration en deux groupes dont les limites géographiques sont comparables. Leur diversité, mesurée en nombre moyen d'allèles par locus, ne présente pas de différence marquée. Les fécondités sont proches. Dans la forêt, les arbres de cette espèce ont une architecture comparable.

Le fait que ce modèle soit partagé par deux espèces permet de penser qu'il existe une certaine liaison entre les caractéristiques que nous avons utilisées pour les décrire. Peut-on aller jusqu'à proposer des relations de cause à effet entre celles-ci ?

Les caféiers de l'est africain

Nos informations sur les espèces de l'est de l'Afrique sont malheureusement encore très fragmentaires et il nous est très difficile de les modéliser. Toutefois, les informations sur le complexe du C. zanguebariae permettent de penser que, dans leur milieu naturel, les formes groupées dans ce complexe ont des relations assez particulières, pouvant conduire à des modèles très différents de ceux déjà présentés. En effet, chez ces caféiers, les différences pourraient être beaucoup plus marquées que celles observées pour les caféiers de la zone guinéo-congolaise, et rappelleraient ce qui avait été observé pour les populations de caféiers malgaches.

Les modèles présentés permettent donc de se rendre compte de la diversité des situations rencontrées. Remarquons que ces différents modèles sont trouvés chez des espèces qui ont toutes le même régime de reproduction, étant toutes autoincompatibles. La seule espèce présentant un régime de reproduction autogame, C. arabica, s'intègre bien dans les modèles proposés.

La connaissance de ces modèles restera incomplète tant que les caféiers de l'est africain ne seront pas mieux connus, et que les techniques d'analyse que nous avons utilisées ne seront pas appliquées aux collections de caféiers malgaches.

Vis à vis de la systématique des caféiers, nous devons

relever ici le fait que, pour beaucoup d'espèces, il est possible de distinguer deux formes ou plus. Ces formes ou groupes ont quelquefois été élevés au rang d'espèces. C'est le cas pour les groupes guinéen et congolais de C. liberica qui sont aussi nommés respectivement C. liberica et C. dewevrei. Notre proposition de "modèles" répertoriant différentes structures génétiques nous paraît un apport intéressant à la classification des caféiers au niveau spécifique et infraspécifique

B. UN "MODELE" DE POPULATION ET LES ECARTS A CE MODELE

Après le recensement de la diversité des modèles d'espèces que nous venons de présenter pour les caféiers, il peut paraître hasardeux de tenter de décrire une population "type" de caféiers, et son fonctionnement. Pourtant, l'observation des populations de caféiers nous permet maintenant de définir une population "type", sa structure, sa mise en place, et ses relations avec les populations voisines. Il est bien entendu que cette population a peu de chances d'être rencontrée dans la nature, et que les écarts à ce modèle sont importants. Cette méthode fournit des ordres de grandeur pour les différents paramètres caractéristiques du fonctionnement de ces populations. Voyons maintenant quels sont les grands traits de cette population "type".

1. Structure démographique de la population

a. Effectif

Une population "type" de caféiers a environ une trentaine d'arbres. L'effectif minimum est de un arbre, il s'agit des "arbres relais" dont nous avons signalé l'existence. L'effectif le plus important rencontré est celui de la population de C. stenophylla de la forêt de l'Ira. Le nombre estimé de jeunes plantules est compris entre 90 000 et 150 000, et le nombre d'arbres reproducteurs entre 4000 et 7000.

Au cours de la présentation des résultats, nous avons aussi attiré l'attention sur le fait que l'effectif des arbres

Tableau 4-2 : L'effort reproductif dans les populations de caféiers.

espèce	arbres adultes/ population	arbres à fruits/ arbres adultes	arbres à fruits/ arbres adultes	fécondité
<i>C.canephora</i> (Ira)	1/2	2/3	1/2	1000 : 1
<i>C.humilis</i> (Tiapleu)	2/3	1/1	2/3	20 : 1
<i>C.liberica</i> (Tonkoui)	1/5	-	1/3	500 : 1
<i>C.stenophylla</i> (Ira)	1/3	-	1/5	10000 : 1

utilisés comme femelles est inférieur à celui des arbres utilisés comme mâles.

b. Effort reproductif

La fécondité des espèces et des arbres est très variable. Dans certaines populations, l'effectif des plantules est très élevé, dans d'autres il est très faible. Les fécondités maximales observées vont de 20 graines pour un arbre, chez C. humilis, à 10 000 chez C. stenophylla (tableau 4-2). La fécondité est liée à l'âge des arbres (cf. tableau 3-20 pour C. liberica). Ce sont les arbres qui ont le plus grand développement (en général les plus anciens) qui portent le plus de points fructifères, et qui sont donc susceptibles de porter le plus de fruits.

L'âge des arbres quand ils atteignent le stade reproducteur est à peu près constant d'une espèce à une autre. Il est compris entre 10 et 20 ans. Mais l'état de développement atteint est très différent d'une espèce à l'autre. Chez C. humilis, la floraison apparaît avant les rameaux plagiotropes, chez C. canephora et C. liberica, les deux phénomènes sont synchrones. Chez C. stenophylla, ce sont seulement les arbres ayant de très nombreux rameaux plagiotropes qui portent des fleurs.

Dans le tableau 4-2 sont récapitulées les estimations du nombre d'arbres participant à la reproduction dans une population, montrant l'écart entre effectif mâle et femelle. Cet effort reproductif est très inégalement réparti parmi les arbres de la population : certains peuvent assurer le tiers de la production annuelle des fruits. D'une année à l'autre, très peu d'arbres maintiennent leur production.

Pour une population "type" d'une trentaine d'arbres, un peu plus de la moitié participent à la production de pollen, 1/3 à la production de fruits. Avec une fécondité moyenne de 100 graines par arbre producteur et par an, la production de graines est d'environ 1000 graines par an.

Ces graines sont utilisées pour le remplacement des arbres qui disparaissent de la population et pour l'expansion de celle-ci. La disparition des arbres peut être un phénomène individuel ou collectif, dans la mesure où tout un groupe d'arbres peut disparaître à la suite d'une attaque par un champignon du sol, ou par la destruction d'une partie de la forêt.

Le taux de renouvellement nécessaire pour maintenir constant l'effectif de la population est de 1 à 4% par an, c'est-à-dire que le renouvellement de tous les arbres de la population nécessite de 25 à 100 ans. De tels taux de renouvellement peuvent facilement être obtenus à partir des taux de fécondité que nous avons estimés. Dans la plupart des populations, une augmentation de l'effectif de celle-ci est probable.

Le bilan peut être présenté sous la forme d'une pyramide des âges. De grandes variations sont toutefois observées d'une population à l'autre ; elles proviennent surtout de la classe des plantules. Pour notre population "type", nous retiendrons l'exemple de la population de C. stenophylla (tableau 3-15) : pour 1000 plantules de l'année on a huit arbres reproducteurs âgés de plus de vingt-cinq ans parmi vingt-trois arbres de plus de six ans.

2. Création d'une population

a. arbres "relais"

Les arbres isolés dans la forêt, ou "populations à arbre unique", sont souvent laissés à l'écart des descriptions car ils ne constituent pas des populations, au sens où ce mot est souvent pris, c'est-à-dire un groupement d'arbres. Ils nous paraissent pourtant jouer un rôle primordial dans l'établissement et la dispersion des nouvelles populations, ainsi que dans l'évolution des espèces. Nous proposons le mécanisme suivant pour l'établissement d'une population. Une graine est transportée loin de la population mère, peut-être à un ou plusieurs kilomètres (dix ?). La plante obtenue teste souvent un nouveau milieu. Elle est alors soumise à des pressions de sélection

différentes de celles qui sont actives dans la population mère. Si cette étape est franchie, l'arbre peut se reproduire ; le handicap de l'auto-incompatibilité est surmonté grâce au synchronisme des floraisons des arbres d'une même espèce. Celui-ci permet aux insectes de visiter de nombreuses plantes de la même espèce le jour de la floraison, et donc favorise les échanges entre arbres à des distances importantes (supérieures à 1km). Ceci est d'autant plus vrai qu'à cette époque de l'année peu de plantes de sous-bois sont en fleurs en même temps que les caféiers.

Grâce aux descendances obtenues, la population se développe à partir de l'emplacement de l'arbre fondateur. En effet, nous avons vu que la plupart des graines produites restent sous l'arbre mère.

b. Fondateurs et taux de migration

L'étude du nombre d'allèles S par population conduit à une estimation d'un nombre d'arbres fondateurs, ou tout au moins d'un nombre d'arbres fondateurs "efficaces", très limité. Ce nombre serait proche de cinq et inférieur à dix. Toutefois, pour les populations de C. canephora et tout particulièrement celle des caféiers de la Nana, il pourrait être plus élevé. Pour une population "type", nous l'estimerons à cinq.

Les taux de migration sont difficiles à estimer, à cause de leur variation, et aussi par le fait que toutes les migrations ne sont pas toujours "efficaces". Les plus forts se rencontrent évidemment chez les populations "arbres relais" puisque un même arbre peut recevoir des pollens de plusieurs autres populations. Nous avons montré qu'un arbre isolé de C. liberica avait reçu au moins cinq allèles S différents. Chez C. canephora, nous avons pu obtenir des estimations de taux de migrations dans la population de l'Ira et nous avons montré qu'ils étaient régulés par les positions relatives des arbres dans la population. Ils varient entre 5 et 50% environ. Dans une population "type", nous l'estimerons à 5%. La régulation du flux pollinique par "effet de position" conduit à une situation

intéressante. A partir d'un certain nombre d'arbres dans la population, sur une surface donnée, la probabilité que les fleurs d'un arbre soient saturées par le pollen des arbres voisins devient importante. Les pollens extérieurs à la population, en densité toujours faible, ont une probabilité très faible de féconder les fleurs des arbres de cette population, à l'exception des arbres les plus périphériques. La population présente alors un régime d'endogamie. On aboutit donc au paradoxe suivant : les populations de caféiers capables de disperser du pollen à des distances importantes, c'est-à-dire très supérieures aux distances entre arbres d'une population, peuvent se comporter comme des populations de plantes où le pollen n'est transporté que sur de très petites distances. Chez de telles populations, les pollens migrants n'atteignent que les plantes périphériques (des exemples sont fournis par Levin 1978, Wilson et Levin 1979, Levin et Kerster 1969).

En conclusion, nous pouvons dire que chez les caféiers nous avons décelé des mécanismes qui favorisent le maintien de la population à l'emplacement qu'elle occupe : les graines se retrouvent sous les arbres qui les ont produites car la dispersion est faible. Cependant, quelques-unes peuvent être dispersées à grande distance. Elles permettent l'établissement d'arbres dans de nouveaux milieux. Ces arbres, grâce à la grande dispersion du pollen et malgré leur autoincompatibilité, peuvent produire des descendances qui se développent au même emplacement et initient une nouvelle population.

La répartition entre l'effort pour maintenir la population en place et celui pour tester de nouveaux milieux peut être différente d'une espèce de caféiers à l'autre. Il serait intéressant de connaître l'impact de ces différentes stratégies de reproduction sur le polymorphisme des espèces au cours de leur histoire.

C. CREATION ET MAINTIEN D'UN POLYMORPHISME INTRA ET INTER-POPULATION

A partir de la présentation que nous venons de faire d'une population "type" de caféiers, nous voudrions discuter d'un paramètre qui est à la base de la description des populations, le nombre

d'arbres efficaces N_e , et des facteurs modulant le polymorphisme.

1. Nombre d'arbres efficaces d'une population

Le nombre d'arbres efficaces d'une population, N_e , correspond à l'effectif d'arbres d'une population en régime de panmixie, qui serait l'équivalent de la population considérée (Wright 1931). Celle-ci par sa structure de reproduction supporte des contraintes qui introduisent, en général, des limitations aux échanges génétiques entre ses individus.

Ce nombre est fonction de la variance des effectifs des descendance. Wright (1938) a montré que $N_e = (4N-2)/(V_k+2)$, avec N : effectif de la population, V_k variance de la production par arbre. Dans nos populations de caféiers, la variance élevée du nombre de descendants par arbre diminuera le nombre d'arbres efficaces. Cet effet sera beaucoup moins marqué chez C. humilis où le nombre de descendants par arbre est toujours faible et donc également V_k .

Le phénomène peut être amplifié si la différence de fécondité entre arbres est héritable. Nei et Murata (1966) ont proposé la formule suivante :

$$N_e = 4N/((1+3h^2)V_k+2) \quad \text{avec } h^2, \text{ hérabilité du nombre de descendants.}$$

Cette hypothèse est intéressante à prendre en compte car nous avons montré, lors de l'étude de la population de C. canephora de Ndongué, que les arbres les plus productifs provenaient préférentiellement de certaines familles.

Ce nombre est modifié quand les effectifs de mâles et de femelles sont différents. Wright (1931) a montré que :

$$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{(N_m + N_f)} \quad \begin{array}{l} \text{avec } N_m \text{ effectif des arbres mâles} \\ \quad \quad \quad " \quad N_f \quad \quad \quad " \quad \quad \quad " \quad \quad \quad " \quad \quad \quad \text{femelles.} \end{array}$$

Dans nos populations, on aurait pu penser que seuls les

arbres porteurs de fruits, que nous appelons femelles, avaient porté des fleurs et donc avaient fourni du pollen. Or, nous avons montré que d'autres arbres ne fonctionnent que comme mâles certaines années, et sont beaucoup plus nombreux que les arbres producteurs de fruits. Si par exemple $N_m = 2N_f$ nous aurons $N_e = 8/3N_f$, donc un effectif bien supérieur à celui des parents femelles.

L'autoincompatibilité, par l'obligation faite à la plante de recueillir des pollens étrangers pour assurer une descendance favorise l'augmentation du nombre des parents mâles actifs dans la population, et donc le nombre d'arbres efficaces de la population.

Le nombre d'arbres efficaces dépend des effectifs successifs de la population. Wright (1938) a aussi montré que lorsque les effectifs des populations étaient très différents d'une génération à une autre, ou d'une année à l'autre, le nombre d'arbres efficaces était la moyenne harmonique des différents effectifs :

$$1/N_e = 1/i \sum 1/N_i$$

Si à certaines périodes, les effectifs ont été réduits, ce sont eux qui déterminent pour une grande part la valeur de N_e . La population a donc la mémoire de son histoire.

Nous avons montré que chez les caféiers les effectifs d'arbres reproducteurs peuvent varier d'une année à l'autre et qu'une population pouvait très bien voir son effectif augmenter rapidement. L'observation d'une population de grand effectif, sans connaissance de son histoire, pourrait faire croire à un nombre d'arbres efficaces important. Si cette population provient d'une expansion récente, la valeur de N_e pourrait être bien plus faible.

A partir des données de production recueillies dans la population C. canephora de l'Ira (tableau 2-1), nous pouvons calculer un nombre d'arbres efficaces annuel, en supposant que le nombre de descendants produits dans l'année permettrait un renouvellement de la population, soit 9 descendants :

Année	1976	1977	1978	1979	1980	1981
N_e	1,1	3,0	2,0	1,5	1,4	1,0

Le nombre d'arbres efficaces sur cette période (moyenne harmonique) serait alors $N_e = 1,4$, ce qui est très faible. La méthode de calcul utilisée suppose l'isolement complet de la population.

Pour C. stenophylla, le nombre d'arbres reproducteurs estimé est compris entre 4000 et 7000 (tableau 3-12). On peut penser que le nombre d'arbres efficaces ne représente que la moitié de cet effectif.

Nous avons donc approché quelques facteurs qui tendent à modifier le nombre d'arbres efficaces d'une population, souvent en le diminuant. Ce nombre d'arbres efficaces est à la base de la capacité de stockage du polymorphisme dans une population. Voyons maintenant quels pourraient être les facteurs de création ou de maintien de ce polymorphisme.

2. Facteurs modelant le polymorphisme

Il s'agit des facteurs : mutation, sélection, migration, dérive, classiquement mis en avant pour expliquer la création, le maintien ou la disparition de la diversité génétique dans les populations. Pouvons-nous préciser l'importance relative de ces différents facteurs chez les populations de caféiers ?

Le phénomène de mutation permet l'apparition de nouveaux allèles. Avec un taux de mutation u , à chaque génération, pour un locus, le nombre de mutants qui apparaissent dans une population est $M = 2N_e \cdot u$. Avec, par exemple, $N_e = 100$ et $u = 10^{-6}$

$$M = 10^{-4} = 1/5000$$

Pour un locus donné, dans une population de cent individus, un nouveau mutant apparaîtra tous les 150 000 ans, si le temps d'une génération est estimé à trente ans.

Si ce phénomène peut expliquer la diversité au sein d'une espèce, il ne peut pas expliquer celle des populations prises une à une, dans la mesure où de nombreuses populations ne peuvent avoir une existence antérieure à celle de la forêt, qui dans beaucoup de sites ne date que de 10 000 ans (cf. deuxième chapitre de cette discussion).

Le phénomène de migration joue dans les modèles de génétique des populations le même rôle que celui de mutation. Dans le cas de la population C. canephora de l'Ira, nous avons trouvé des valeurs annuelles de 5 à 50%. Pour les calculs ultérieurs, nous conserverons la valeur de 5%, les valeurs supérieures pouvant être obtenues à partir de cas plus exceptionnels. Selon toute vraisemblance le taux de migration sera toujours supérieur de plusieurs ordres de grandeur à celui de mutation. A chaque nouvelle génération c'est $N.m$ nouveaux pollens qui atteignent la population, dont une partie sont porteurs de nouveaux allèles. En prenant comme valeurs : $m = 10^{-2}$ et $N = 10^2$ c'est un allèle nouveau par locus et par génération qui sera apporté à la population. Cette valeur est évidemment fonction de la diversité des populations environnantes.

Avec de tels échanges, les populations, telles que nous les avons décrites, tendent à devenir les éléments d'une même grande population. Les échanges entre ces sous-populations homogénéisent les fréquences alléliques entre populations. Le phénomène de migration est un facteur de maintien du polymorphisme. Dans ces conditions, les mutations peuvent jouer leur rôle de création de polymorphisme au niveau de l'espèce.

Dans une petite population, sans échanges avec l'extérieur, le seul équilibre possible est la fixation ou la disparition des allèles. A l'équilibre le coefficient de consanguinité de la population sera égal à 1. Cet équilibre n'est atteint que lentement. Si des migrations interviennent, un équilibre différent peut s'établir. A l'équilibre on a alors :

$$f = 1/(1+4N.m)$$

Un immigrant par génération ramène l'équilibre de $f = 1$ à $f = 1/5$. Dans le cas de la population de C. canephora de l'Ira, avec $m = 5.10^2$ et $N = 10$, on a $f = 1/3$. On voit donc que la dérive ne peut jouer son rôle de réduction de la diversité que dans certaines conditions particulières, sur des populations à effectifs très limités, et en absence de migration. Une telle situation était possible chez les populations de caféiers au cours des périodes de régression maximum de la forêt (cf. deuxième chapitre de cette discussion). Elle sera bientôt la situation de l'ensemble des populations de caféiers, par suite de la déforestation générale des zones tropicales.

Si on ne peut nier l'action de la sélection sur les populations, il est très difficile de la mettre en évidence chez des plantes pérennes comme les caféiers. Celle-ci a pu opérer à différents stades de la vie des arbres. Les arbres reproducteurs ayant une durée de vie importante, les conditions de sélection auxquelles ont réagi ces arbres ne sont pas toujours les conditions actuellement observables.

Nous avons noté au cours de l'étude des placeaux dans la population de C. stenophylla de la forêt de l'Ira, que les phénomènes de compétition peuvent être très actifs aux premiers stades de la croissance des jeunes plantules, une petite différence de vitesse de croissance permet à certaines plantules de dépasser les autres et donc de profiter de la faible quantité de lumière qui arrive jusqu'au sol de la forêt. L'avantage des plantules à croissance rapide en est donc augmenté. D'autres avantages sélectifs peuvent être envisagés : fécondité importante, précocité sexuelle. La multiplicité des impacts possibles de la sélection tout au long de la vie d'un arbre, ou de la vie d'une population fait que ce phénomène est difficilement accessible par nos méthodes d'études.

Un problème nous est posé par la présence des plantules albinos au sein de la population de C. stenophylla. Le gène d'albinisme est bien un gène léthal car les plantules qui le portent à l'état homozygote disparaissent juste après la germination. Il existe malgré tout dans cette population à une fréquence d'environ 10%, ce qui est

très important pour un gène soumis à une telle sélection. Faut-il alors admettre que les génotypes hétérozygotes à ce locus sont favorisés ?

3. Problèmes posés par l'évaluation de ces polymorphismes

a. La distribution et le nombre des allèles S

C'est un sujet qui a longtemps été débattu par les spécialistes de génétique des populations. A la base de la discussion se situe le travail d'Emerson (1939) sur les *Oenothères* : une population de 500 individus maintient près de 50 allèles S différents. Il y a trop d'allèles S présents dans cette population par rapport à ce qui était prévue par les modèles de génétique des populations. Les mécanismes évoqués ont alors fait appel à des taux de mutation élevés et à une subdivision des populations (Wright 1964). Il semblerait, toutefois, que les représentants de cette espèce dans la région considérée soient beaucoup plus nombreux que le laissait penser la première évaluation (Levin et al, 1979). En ce qui concerne les caféiers, la situation est beaucoup plus normale, dans la mesure où chaque population contient une dizaine d'allèles.

Ewens et Ewens (1964) ont étudié, par simulation numérique, le fonctionnement d'une population théorique de 500 génotypes, avec un taux de mutation de $u = 10^{-3}$, et un nombre d'allèles de départ de vingt, tant pour les allèles neutres que pour les allèles S du système d'incompatibilité. Le nombre d'allèles se stabilise après 200 générations environ. L'observation des 800 générations suivantes montre les grandes fluctuations du nombre d'allèles d'une génération à l'autre. La moyenne du nombre d'allèles S maintenus dans la population est de 32 environ, mais selon les générations on peut trouver de 22 à 43 allèles S. Pour comparaison, dans la même population "modèle", 13 allèles neutres se maintiennent en moyenne, mais 7 à 21 allèles peuvent être présents selon les générations. On comprend qu'avec de telles variations, il soit bien difficile de définir une population à l'équilibre, et que l'équifréquence supposée des allèles S dans une population soit rarement rencontrée. Chez les caféiers, nous avons

noté l'inégalité des fréquences des différents génotypes. Une telle situation a également été observée chez le coquelicot (Lawrence et al, 1981). Ceci nous montre que les populations ne sont pas l'équilibre prévu par le modèle. Les différentes hypothèses explicatives proposées par les auteurs déjà cités sont encore à tester chez les caféiers.

La répartition du nombre d'allèles au niveau global de chaque espèce de caféiers n'a pas encore été abordée. Actuellement, nous ne pouvons pas dire si le nombre d'allèles S d'une espèce correspond à la somme des allèles trouvés dans les différentes populations ou si dans chaque population, nous rencontrons la même série d'allèles S. Les indications fournies par l'étude des C. canephora de l'Ira nous montrent tout de même que certains allèles S peuvent être présents dans des régions éloignées puisque des C. canephora congolais et guinéens ont des allèles en commun. Compte tenu de la durée de vie des populations, de la mobilité de celles-ci, et des arguments déjà avancés, nous pensons que la diversité des allèles S d'une population provient essentiellement des migrations à partir des autres populations de caféiers.

b. Polymorphisme enzymatique

L'organisation du polymorphisme chez les Coffea, tout particulièrement C. canephora, si elle est bien identifiée reste encore mal expliquée. A certains locus, un allèle est fixé pour tout un groupe, alors qu'à d'autres, on peut trouver de nombreux allèles dans une même population. Ces situations se rencontrent respectivement avec PAC2, ICD, PGD1 d'une part et PGD2, PGI1 d'autre part.

La situation pour les MDH est un peu différente car un phénotype "standard" se rencontre chez un grand nombre d'individus de la même espèce ; de nombreux autres phénotypes ont été observés, toujours avec une fréquence faible, quelle que soit la population ou la région envisagée. Ce type de répartition allélique aux locus MDH est partagé par plusieurs plantes : Mil (Trigui 1983, Tostain c.p.), Millet (Yusuf 1983), Riz (Second et Trouslot 1980), Terminalia sp. (Vigneron 1984).

Nos méthodes de comparaison de la diversité entre populations sont mal adaptées quand on rencontre chez une même espèce une telle diversité de distribution des fréquences alléliques.

c. Polymorphismes observés pour d'autres caractéristiques

Pour des caractères comme la teneur en caféine ou la vitesse de croissance des plantules par exemple, on note une diversité importante parmi les arbres d'une même population, même si celle-ci paraissait homogène à l'observation des marqueurs électrophorétiques. Tel est le cas des populations de C. stenophylla.

Des différences pourraient aussi être notées pour des caractères morphologiques : forme des feuilles, forme et couleur des fruits, etc. Pour ces caractéristiques, les différences observées proviennent plus de différences dans le fonctionnement des gènes que dans leur structure, une petite différence dans leur fonctionnement entraînant de grandes variations au niveau des valeurs des caractères mesurés.

Dans le même ordre d'idées, la grande diversité des formes observées chez les caféiers de région malgache s'appuierait sur une différenciation minime au niveau génétique. Les différences entre espèces seraient dues beaucoup plus à des différences quantitatives au niveau de la régulation du fonctionnement des gènes qu'à des différences plus profondes concernant la richesse génétique globale de ces espèces.

D. CONCLUSION

Les différentes approches du polymorphisme des populations que nous avons utilisées nous montrent, à la fois, la diversité des populations, et la complexité de son évaluation. Les différents marqueurs disponibles ne conduisent pas à des résultats identiques mais quand même toujours compatibles entre eux.

Dans les populations, tous les phénomènes décrits jouent

simultanément mais pas toujours avec la même intensité. En fonction des circonstances, c'est-à-dire de l'histoire des populations et des étapes particulières de celle-ci, certains se révèlent plus actifs que d'autres. A une phase de régression de la forêt doit correspondre une phase de réduction des effectifs efficaces des populations et leur isolement, une intensification du phénomène de dérive est alors probable. Au contraire, pendant les phases d'expansion de la forêt, une sélection sur la fertilité et sur les capacités de dispersion des différentes espèces de caféiers a pu être l'élément le plus important du modelage du polymorphisme des populations.

Au total, les directions changeantes de l'évolution de ces populations sous des contraintes diverses amènent à un stockage de diversité qui peut très bien ne pas être une réponse adaptative aux conditions de vie actuelles de ces populations. Autrement dit, nous avons très peu de chances de trouver, parmi les populations que nous observons, des populations qui correspondent à la réalisation d'un état d'équilibre entre les différentes forces actives sur celles-ci. L'atteinte de l'état d'équilibre nécessiterait un nombre de générations tel, qu'entre temps les conditions de milieu se seraient modifiées dans une autre direction.

Il est aussi intéressant de noter que dans un même genre, Coffea, les espèces diffèrent tant par leur aire de répartition que par leur stratégie de reproduction, et que par l'organisation de leur diversité génétique. Ceci montre la diversité des réponses possibles à une histoire commune et des pressions de sélection analogues.

Chapitre II

EVOLUTION DES CAFÉIERS ET DES ROUILLES

Notre travail nous a permis d'obtenir des informations précises d'ordre génétique sur une série d'espèces de caféiers. D'autres espèces nous sont connues par la prospection et les récoltes que nous en avons faites. Enfin, certaines n'ont été observées que sous forme d'échantillons d'herbier. Avec cet ensemble de données, nous allons tenter de présenter le complexe multispécifique des caféiers, les voies possibles de son évolution et, comme conséquence, un mode de regroupement des espèces à l'intérieur de ce genre.

Nous rappellerons d'abord les données "classiques" de la systématique du genre Coffea. Les complétant par nos études, nous présenterons les modèles de spéciation à envisager pour les caféiers des différentes régions d'Afrique et de Madagascar. Ensuite, il conviendra de comparer l'organisation et la répartition des espèces de caféiers et celle de la flore forestière en général. A partir de la connaissance de la flore (ou de la faune) des grands ensembles régionaux, il est possible de construire des cartes de diversité spécifique pour des genres ou des familles. Une revue de ces différentes situations a été présentée par Hamilton (1976).

Cette démarche conduit à s'interroger sur les variations climatiques à l'échelle géologique. Par les modifications de répartition des différentes espèces, créant et défaisant les relations entre populations et entre espèces, elles pourraient être l'un des moteurs d'une évolution dont la situation actuelle ne reflète qu'une étape.

Tableau 4-3 : Classification des caféiers, famille des Rubiacées, sous-famille des Cinchonoidées. (d'après Leroy 1980a et b).

genre	sous-genre	localisation
<u>Coffea</u> L.	<u>Coffea</u>	Afrique, Région malgache
	<u>Psilanthopsis</u> (Chev.) Leroy	Afrique
	<u>Baracoffea</u> (Leroy) Leroy	Afrique, Madagascar
<u>Psilanthus</u> Hook.f.	<u>Paracoffea</u> (Miquel) Leroy	Afrique, Asie, Océanie
	<u>Psilanthus</u> (Hook.f.) Leroy	Afrique
<u>Nostolachma</u> Durand	<u>Nostolachma</u>	Asie, Nouvelle Guinée

A. DONNEES ACTUELLES DE LA SYSTEMATIQUE DES CAFEIERS

La première description botanique d'un caféier est due à Antoine de Jussieu, qui l'a décrit en 1713 comme un jasmin, (Jasminum arabicanum) à partir d'un pied reçu du jardin botanique d'Amsterdam. C'est Linné, en 1735, qui créa le genre Coffea avec la seule espèce connue : C. arabica L. Les explorations botaniques de la fin du dix-neuvième siècle amenèrent la découverte de nombreuses formes de caféiers, dans les différentes zones forestières africaines. Elles furent décrites sous des noms variés, beaucoup de ces formes sont à mettre en synonymie.

Un travail de classification d'une partie ou de l'ensemble des espèces du genre a été entrepris par plusieurs botanistes. Nous citerons tout particulièrement les travaux de A. Chevalier concernant l'ensemble des caféiers de l'Afrique et de Madagascar dont la synthèse a été publiée en 1947, et J. Lebrun qui s'est intéressé à la systématique des caféiers du Zaïre représentatifs de l'Afrique centrale. Beaucoup plus récemment, des travaux ont été repris concernant la systématique des caféiers de Madagascar (Leroy) et ceux de l'est africain (Bridson, 1982). Leroy s'est aussi intéressé aux relations intergénériques entre le genre Coffea et les genres voisins. C'est la connaissance globale de l'ensemble de ce complexe, au travers de ces différents travaux que nous voudrions présenter.

Pour Leroy (1980) : les caféiers se définissent simplement au sein des Rubiacées Cinchonoidées par les caractères du gynécée et de la placentation, laquelle peut être qualifiée de "cafféenne".

Nous reprenons dans le tableau 4-3 la classification proposée par Leroy en 1980 pour l'ensemble des espèces à fruits de caféiers, avec la localisation géographique des principaux genres et sous-genres. Une autre présentation en est faite dans le tableau 4-4 qui fournit les critères amenant à la séparation en genres et sous-genres. Le premier critère correspond à la forme de la fleur : tube long et anthères insérées ou tube court accompagné d'anthères exsertes, le deuxième a trait au mode de développement et à la

Tableau 4-4 : Critères de classification en genre et sous-genre des Coffea et Psilanthus (adapté de Leroy 1980a).

		GENRE	
		corolle à tube long	corolle à tube court
		anthères incluses	anthères exsertes
		style court	style long
		<u>PSILANTHUS</u>	<u>COFFEA</u>
sous genre	fleurs axillaires et développement monopodial	<u>Psilanthus</u>	<u>Coffea</u>
		<u>Paracoffea</u>	<u>Baracoffea</u>
genre	fleurs terminales et développement sympodial prédominant		

position des inflorescences. Il est à noter que les plantes à mode de développement sympodial peuvent présenter une certaine variation et il est possible de trouver sur certains pieds, occasionnellement, un mode de développement monopodial.

Chevalier s'est intéressé aux regroupements possibles des espèces à l'intérieur du genre Coffea et a proposé la création de quatre sections :

- Paracoffea
- Argocoffea
- Mascarocoffea
- Eucoffea

Les plantes de la section Argocoffea ne présentent pas la placentation cofféenne. Elles seraient donc à exclure du genre tel que défini par Leroy. La section Paracoffea correspond aux plantes appartenant au genre Psilanthus, sous-genre Paracoffea de Leroy. Nous présenterons plus en détail les deux dernières sections qui groupent le plus d'espèces différentes.

● Section des Eucoffea

Elle est subdivisée en cinq sous-sections en fonction de la taille des arbres (Nanocoffea), de l'épaisseur des feuilles (Pachycoffea), de la couleur des fruits (Erythrocoffea) et de la localisation géographique (Mozambicoffea). On voit donc immédiatement l'hétérogénéité des critères d'agrégation utilisés. C'est une classification en sous-sections de Chevalier, qui est constamment citée dans toutes les publications concernées par le sujet. Nous verrons prochainement quelles modifications pourraient y être apportées en fonction des nouvelles connaissances acquises sur les relations entre espèces.

C'est dans cette section des Eucoffea que s'intègrent toutes les espèces de caféiers d'Afrique centrale étudiés par Lebrun (1941). Cet auteur a proposé un regroupement en trois séries sur la base de la structure de l'inflorescence, de plus en plus complexe des

Abyssinicae aux Libericae. Elles sont constituées ainsi :

- Abyssinicae = C. arabica, C. congensis, C. eugenioides, C. kivuensis
- Robustae = C. canephora, C. brevipes
- Libericae = C. liberica

Nous devons signaler que dans la série Libericae une seule espèce est citée, Lebrun ayant regroupé toutes les formes de plantes à feuilles épaisses et gros fruits sous le nom unique de C. liberica. On a donc l'équivalence :

Pachycoffea Chev. = Libericae Lebrun = C. liberica sensu lato.

Pour ses études, Chevalier n'avait pu observer que très peu d'échantillons de caféiers de l'est de l'Afrique. Il s'était toutefois rendu compte de l'originalité de ce groupe. L'étude en a été reprise récemment par Bridson (1982), pour la "Flora of Tropical East Africa". Cet auteur a pu observer des échantillons d'herbier beaucoup plus nombreux, et au vu de l'énorme variabilité qui s'y trouve, a été amené à créer un grand nombre d'espèces. La particularité de ce groupe de caféiers est d'être adapté à des conditions écologiques à faible pluviométrie et de présenter un cycle floraison-fructification très court.

● Mascarocoffea (ou caféiers de Madagascar)

Ce sont les caféiers de la région malgache, dont l'une des originalités est l'absence de caféine, caractéristique découverte par Bertrand (1902). Leur classification n'est pas aisée non plus, à cause de l'abondance des formes différentes trouvées. A partir du matériel prospecté depuis les années 60, c'est plus d'une cinquantaine de formes différentes qui ont été décrites par Portères (1962) et Leroy (1961 à 1972). Un regroupement de ces différentes "espèces" en "séries" a été proposé par Chevalier (1938) et révisé par Leroy, pour certaines séries, au vu des affinités mises en évidence au cours de ses travaux. Les critères de classement en séries se fondent sur les particularités des feuilles, des fruits et des fleurs. On trouvera

dans la synthèse de Charrier (1978) une description succincte des espèces de Mascarocoffea et de leur répartition.

Il faut aussi mentionner les études récentes de Lobereau-Callen et Leroy (1980) d'une part, Chinnappa et Werner (1981) d'autre part, pour établir les bases palynologiques de la systématique des caféiers. L'observation de deux types polliniques correspond aux Psilanthus (et Paracoffea) pour le pollen à 4-5 pores, et aux Coffea pour le pollen à 3 pores. Si cette distinction est claire au niveau générique, la reconnaissance de huit types polliniques par Chinnappa et Warner (1981) n'a pas de correspondance avec les groupes ou séries taxonomiques établis dans le genre Coffea.

La complexité de la classification traduit bien la richesse des formes observées chez les caféiers et la difficulté à trouver une position systématique à des taxons en pleine évolution, dont les différenciations se situent à des niveaux variés.

A partir de cette présentation des espèces, il nous paraît intéressant de souligner les caractéristiques des grands groupes régionaux. La caractéristique des espèces de caféiers que l'on trouve en Afrique de l'ouest et du centre est d'avoir des aires de répartition larges, très souvent à l'échelle d'un massif forestier. Les variations entre populations, quand elles existent, sont graduelles. Toutefois, il pourrait exister quelques exceptions avec certaines espèces de la région Cameroun-Gabon, telles C. staudtii, C. brevipes, C. sp., car les prospecteurs ont signalé des différences marquées entre populations de ces espèces (Anthony et al., 1983).

En Afrique de l'est, de nombreuses espèces ont été identifiées, n'occupant chacune qu'une aire restreinte. Les taxonomistes ont, semble-t-il, traduit en termes d'espèces une différenciation qui se situe au niveau des populations, chaque population extériorisant des états particuliers de certains caractères. C'est ce que nous pourrions appeler une "spéciation à la malgache".

Ces deux modèles de spéciation, dans deux régions diffé-

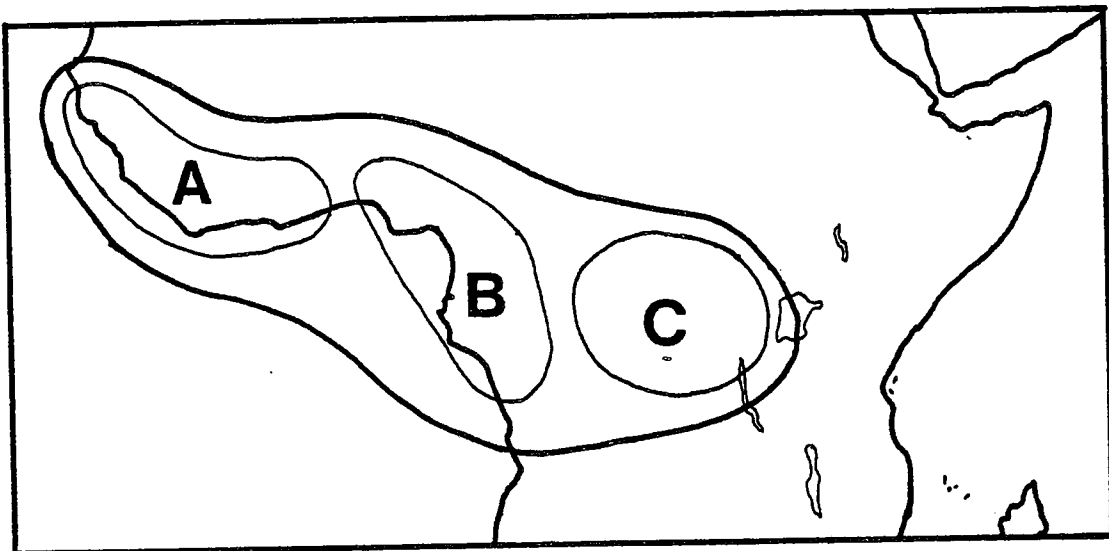


Fig. 4-1 : Centres de diversité pour la flore forestière africaine de la région guinéo-congolaise (d'après White 1979) :

- A. Afrique occidentale (centre guinéen)
- B. Afrique centrale atlantique
- C. Afrique centrale (B+C = centre congolais)

rentes, l'est et l'ouest de l'Afrique, constituent pour nous une interrogation à laquelle nous tenterons d'apporter quelques éléments de réponse.

B. COMPARAISON DE LA DIVERSITE DES CAFEIERS ET DE LA FLORE FORESTIERE AFRICAINE

Après avoir évoqué dans la troisième partie la répartition des différentes espèces de caféiers en Afrique, nous voudrions maintenant comparer cette diversité à celle de la flore en général.

1. Les grandes régions phytogéographiques de l'Afrique

Ce sujet a été abordé par de nombreux botanistes. Nous présenterons dans ce paragraphe, d'une manière concise, les principaux faits marquants de la répartition des espèces de la flore forestière africaine.

White (1979) propose la définition de régions phytogéographiques (ou phytochories) à partir d'une étude de la répartition de 277 espèces de la flore de la région guinéo-congolaise. Les résultats sont illustrés par la fig. 4-1. Trois centres de diversité sont repérés, nommons-les : 'A' en Afrique occidentale, ou centre guinéen selon la dénomination déjà adoptée ; 'B' en Afrique centrale atlantique ; 'C' en Afrique centrale. Les centres 'B'+ 'C' constituent la région que nous appelons congolaise. La diversité - en nombre d'espèces et pourcentage d'espèces endémiques se répartit de la façon suivante (% espèces endémiques entre parenthèses) :

A : 110 (30%) B : 210 (34%) C : 146 (23%)

A+B : 243 (43%) B+C : 244 (43%)

Le centre B, de l'Afrique centrale atlantique est la zone la plus riche en nombre d'espèces et en espèces endémiques. Les trois centres de diversité sont séparés par deux zones frontières ou "intervalles", celui du Bénin et celui de la Sangha. Letouzey (1968)

avait déjà signalé l'importance de la région de la Sangha comme zone frontière. Cet intervalle est actuellement occupé par la forêt, alors que celui du Bénin est une zone de savane dont la forêt est absente.

Les liaisons entre massifs guinéen et congolais ont aussi été analysées par Guillaumet (1967), les relations entre le massif congolais et les forêts côtières de l'Océan Indien par Faden (in Hamilton 1974). Cet auteur suggère qu'une connexion entre les différents massifs a pu se produire plusieurs fois à des époques très différentes, ce qui expliquerait les similarités au niveau des espèces et celles au niveau des genres. Pour la partie ouest-africaine, Guillaumet présente des situations analogues. L'analyse floristique conduit donc à la notion de continuité forestière sur de grandes régions africaines à des époques passées, qu'il faudrait dater.

Les relations entre la flore forestière d'Ethiopie et celles du centre de l'Afrique et de la région kényane ont fait aussi l'objet d'observations. Les conclusions des auteurs (Gillett 1955, Friis 1982) sont unanimes : les déserts de la région nord-Kenya, sud-Soudan, ne correspondent pas à un fossé floristique. Les différences sont bien plus grandes entre le nord et le sud de l'Ethiopie, qu'entre Ethiopie et Kenya ou Ouganda. Une zone actuellement sans forêt ne se traduit pas toujours comme une limite entre deux flores différenciées. Les différenciations observées correspondent à des isolements antérieurs à la disparition de la forêt dans ces zones.

2. Comparaison avec la répartition de la diversité chez les animaux

Il est intéressant de voir maintenant quels types de répartition se trouvent chez les animaux, en prenant l'exemple des oiseaux (Moreau 1966). L'étude des oiseaux des forêts de basse altitude a montré que la séparation entre faunes des massifs forestiers guinéen et congolais ne se situe pas au niveau du Bénin, mais au niveau du Nigeria. On retrouve aussi les centres d'endémisme aux extrémités est et ouest du massif forestier congolais. La région kényane est peuplée d'espèces d'oiseaux en provenance de l'ouest du Kivu.

L'avifaune de montagne permet de mieux préciser les relations entre les régions d'altitude de la partie orientale de l'Afrique. La faune d'Ethiopie est pauvre. Elle fait partie de celle de la région kényane, qui a son centre de diversité dans l'est du Zaïre. Cette faune est moins diversifiée que celle qu'on trouve dans la région qui débute avec les "Taïta Hills" et la "Kasigao Montain", au Kenya, pour finir au Malawi. Le centre de diversité de cette dernière région serait la région montagneuse située sur 80 kilomètres environ de part et d'autre de la frontière Tanzanie-Kenya. Il présente un degré de spéciation sans commune mesure avec celui observé dans la région kényane, qui s'étend pourtant des Monts Imatong au Kilimandjaro.

La situation pour la structure de l'avifaune est donc très comparable à celle que nous avons décrite pour différents groupes végétaux. Elle fournit des arguments supplémentaires pour bien distinguer la région côtière de l'Océan Indien de la région plus centrale, de la dorsale africaine.

3. Diversité des caféiers

Après l'exposé de ces situations, nous pouvons revenir au cas des caféiers. Les aires de répartition des différentes espèces ont déjà été décrites. Voyons comment un regroupement de ces différentes espèces pourrait coïncider avec l'organisation trouvée pour la flore en général et pour l'avifaune.

Les espèces de l'est africain correspondent bien au schéma de variation proposé pour la faune et la flore de cette région : on trouve des espèces endémiques, très localisées (C. fadenii, C. mongensis) dans la région des Taïta Hills et des Monts Usambara, d'autres espèces, à réfraction large appartenant au complexe du C. zanguebariae dans la région côtière, et enfin, sur les parties élevées, le complexe du C. mufindiensis.

Au centre de l'Afrique, on trouve C. arabica et C. eugenioides deux espèces d'adaptation écologique très proche.

Dans la région forestière guinéo-congolaise il existe à la fois des espèces à répartition large : C. canephora, C. liberica et des espèces endémiques de l'un ou l'autre massif : C. stenophylla, C. brevipes, C. staudtii. Une espèce paraît endémique en Côte d'Ivoire, C. humilis, mais les quelques représentants trouvés au Gabon montrent, qu'en fait, elle a une aire de répartition disjointe.

On trouve donc, chez les caféiers, toutes les situations évoquées pour des genres ou des familles d'habitat forestier. La zone de plus grande diversité est la bordure atlantique du massif forestier congolais. Dans cette région bien délimitée, tout porte à penser que toutes les espèces de caféiers existantes n'ont peut être pas encore été décrites ou découvertes.

Dans la mesure où les "points chauds" de la diversité génétique dans différents groupes animaux et végétaux ont les mêmes localisations, on est amené à penser que cette organisation a été imposée en grande partie par des variations climatiques et par les grands événements géologiques. Nous voudrions dans le paragraphe suivant faire un point très rapide des connaissances actuelles sur les modifications paléoclimatiques en Afrique, et sur l'histoire de la forêt qui en a résulté. Nous évoquerons les principaux problèmes actuellement débattus et aussi les conséquences possibles des variations climatiques sur les structures génétiques des caféiers.

C. HISTOIRE GEOLOGIQUE ET CLIMATIQUE DE L'AFRIQUE ET LES RELATIONS ENTRE ESPECES

Il s'agit seulement ici d'insister sur quelques points de cette histoire qui ont pu avoir une importance toute particulière sur l'évolution des groupes animaux et végétaux vivants sur ce continent.

1. Histoire géologique

Les points marquants de cette histoire sont :

- L'éclatement du Gondwana, avec séparation de l'Inde et de

Madagascar. La séparation de Madagascar et de l'Inde de l'Afrique est généralement datée du début du Tertiaire (-65 Millions d'années). L'arrivée de l'Inde sur le continent asiatique est datée de -40 M.a. (Molnar et Tapponier 1977). Une question non encore résolue est la position antérieure de Madagascar : cette île s'est-elle détachée de la région mozambicaine ou de la région Kenya-Tanzanie ?

- L'orogénèse du centre de l'Afrique avec la création de deux zones de "rift" et l'apparition des zones d'altitude. Cette orogénèse est datée du Miocène (-20 M.a.).
- L'activité volcanique intense dans cette région. Elle est à l'origine des îles proches de Madagascar : Archipel des Comores, île de la Réunion, île Maurice.

2. Les glaciations

A partir de paléothermomètres (Lorius et Duplessy 1977), il est possible de reconstituer l'évolution de la température moyenne des océans au cours des périodes géologiques.

Pendant toute la période tertiaire, il y a une diminution plus ou moins régulière de la température des océans, ce qui est la traduction d'un refroidissement général au niveau de la planète. L'apparition de calottes glaciaires est datée de -14 à -11 M.a. pour le continent antarctique, et de seulement -2,5 ou -2 M.a. pour la région arctique.

Les fluctuations climatiques pendant les deux derniers millions d'années sont connues par l'étude de la composition isotopique des foraminifères pélagiques (rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$). On a ainsi mis en évidence soit plus de vingt épisodes glaciaires (Lorius et Duplessy (1977) soit au moins une dizaine (Covey 1984). La durée d'un épisode glaciaire est d'environ 100.000 ans.

Il est intéressant de rapporter les connaissances précises acquises sur la dernière glaciation car on peut penser que les autres ont eu une évolution similaire. La connaissance de ce dernier épisode s'appuie sur l'étude de la composition isotopique des calottes glaciaires. C'est ainsi qu'on a montré (Lorius et Duplessy 77) que la période froide s'est étendue de 73 000 à 13 000 ans B.P. (Before Present, c'est-à-dire 1950). Si l'accumulation de glace a duré au moins 50 000 ans, la déglaciation a été très rapide. Elle s'est opérée entre 16 000 à 8000 ans B.P. environ (Duplessy et Ruddiman 1984).

Le point à retenir de cette histoire est le nombre élevé d'épisodes "glaciation-déglaciation" au cours de la période quaternaire. Il est compris entre dix et vingt, alors que les observations sur les continents laissaient penser qu'il n'y en avait eu que trois ou quatre.

La deuxième remarque à faire est qu'il existe une dissymétrie entre phase de glaciation, lente, et phase de déglaciation, très rapide.

3. Histoire de la forêt

Nous allons maintenant tenter de présenter ce qu'a pu être l'histoire de la forêt sur le continent africain. Les modèles disponibles font cruellement défaut. Les études dans les régions forestières actuelles sont encore très ponctuelles. Les approches les plus détaillées concernent la partie nord de l'Afrique : Sahara, Ethiopie... Elles s'appuient surtout sur des études palynologiques.

Rappelons que la première partie du Tertiaire était une période chaude avec une flore tropicale très largement répandue, jusqu'en Antarctique et en Alaska. Le refroidissement général est allé ensuite en s'amplifiant. En outre, à partir du Miocène, les zones centrales de l'Afrique entrent dans une phase d'orogénèse. A la fin du Tertiaire, la forêt recouvrait encore en continu une partie de l'Afrique, de l'Atlantique à l'Océan Indien, englobant l'Ethiopie. Cette période humide, au moins entre 3,3 et 2,6 M.a. a été suivie

d'une aridification à partir de 2,5 M.a.. Ceci est déduit des études palynologiques (Bonnefille 1976) et des fossiles de petits rongeurs (Jaeger et Wesselman 1976) dans la région éthiopienne.

Les indicateurs paléoclimatiques montrent qu'ensuite des périodes humides puis arides se sont succédées, accompagnées de variations de température. Vers -1,8 M.a. les forêts à Podocarpus-Juniperus auraient connue une extension plus importante que maintenant, attestant pour cette période un refroidissement du climat.

La période la mieux connue est celle qui s'étend de -40 000 ans à nos jours car elle a bénéficié de la technique de datation absolue au carbone 14. C'est une phase particulièrement intéressante puisqu'elle intègre la dernière déglaciation.

La période 40 000 à 20 000 B.P. a été relativement plus humide que la période actuelle. Elle a été suivie d'une période très aride entre 20 000 et 15 000 ans B.P.. Au cours de cette période aride, des champs de dunes avaient envahi le lit du fleuve Sénégal (Michel 1973 cité par Maley 1981) et le centre du Zaïre (de Ploey 1963). Le retour à des conditions humides intervient entre 15 000 et 10 000 ans B.P. et on assiste ensuite à une alternance de périodes humides et sèches. Le retour de la forêt est constaté vers 12 000 ans B.P. dans la région kényane (Hamilton 1974), et entre 9000 et 8500 ans B.P. dans la région du lac Bosumtwi au Ghana (Maley et Livingstone 1983).

Les points qui nous paraissent importants dans cette histoire de la forêt sont les suivants :

- Nous ne constatons pas de maintien de conditions climatiques stables sur de longues périodes. La forêt et les espèces qui la constituent ont donc été constamment soumises à des contraintes climatiques différentes. La dernière déglaciation, c'est-à-dire une modification brutale de l'environnement a duré 8000 ans environ, en nombre de génération de caféiers cela correspond à 250 générations.

• Le fait bien démontré est la disparition de la forêt sur de grandes surfaces pendant les périodes très arides, la dernière correspondant au maximum de glaciation, vers 20 000 à 18 000 B.P.. On constate que la forêt ne réapparaît que longtemps après le rétablissement de périodes qui paraissent favorables, et elle peut survivre à des phases arides brèves (Maley c.p.). La recolonisation du milieu par la forêt est un phénomène particulièrement intense puisqu'on peut penser que des régions comme le Zaïre central (environ 1000km d'est en ouest) ou le massif ouest-africain ont été reconquis en quelques milliers d'années. A partir de quels points a pu se faire cette reconquête ? Deux hypothèses s'affrontent, qui ne sont pas exclusives l'une de l'autre. La première propose que la forêt ait trouvé refuge au cours des périodes les plus arides, dans quelques rares zones particulièrement favorisées, des "réserves forestières" en quelque sorte. C'est l'hypothèse proposée par Aubréville dès 1949, qui convient bien pour expliquer les zones de diversité spécifique dont nous avons déjà parlé. Elle a été reprise par Guillaumet (1967). L'autre hypothèse avancée serait le maintien de la forêt grâce à des îlots forestiers disséminés sur toute l'aire occasionnellement occupée par la forêt. Des arguments existent pour soutenir cette hypothèse. La présence de Triplochiton scleroxylon, arbre de forêt, a été trouvé dès 13 500 ans B.P. près du lac Botsumtwi, mais en présence de nombreuses graminées. La disparition des graminées au profit d'un couvert végétal forestier continu ne se fait que 5000 ans plus tard (Maley et Livingstone 1983). Des situations actuelles peuvent être rappelées. On connaît des forêts reliques bien au nord de la zone forestière continue actuelle.

Le même schéma pourrait être repris pour expliquer les relations entre forêt d'altitude et forêt de plaine, ou entre forêt sèche et forêt humide. Dans la région Gabon-Congo, dans un massif forestier continu, on trouve des isolats de forêt d'altitude, ou au moins certains de ses constituants tel Podocarpus sp.

On peut donc penser alors à un modèle de "percolation" (de Gennes 1976) : à partir de quelques arbres ayant survécu à la période aride, se développeraient des bosquets ; quand une certaine densité de

bosquets est atteinte un saut qualitatif se produit : il y a apparition de la forêt. Les deux modèles de conservation de la forêt peuvent très bien se compléter. Ils ont pu fonctionner au cours de périodes glaciaires différentes. Il sera alors très difficile de reconstituer l'histoire des espèces forestières, car il faudrait pouvoir distinguer l'influence et l'importance de chacun des cycles climatiques. Nous proposerons malgré tout une histoire "probable" de certaines espèces ou groupes de caféiers.

D. HISTOIRE DES CAFÉIERS

L'histoire des différentes espèces de caféiers proposée tente de concilier la connaissance de la structure génétique des espèces, les points forts de la structure de la flore forestière africaine, et l'histoire paléoclimatique du continent africain.

1. Caféiers du centre de l'Afrique

C. congensis

Cette espèce se trouve dans la cuvette congolaise, dans une zone où le massif forestier était absent il y a 18 000 ans. Il ne dépasse guère, à l'ouest, l'"intervalle de la Sangha". Son adaptation très particulière, ripicole, lui a permis de se maintenir dans cette région, même pendant les périodes les plus arides, certains points d'eau ayant pu se maintenir. On peut penser que cette espèce a survécu selon le modèle des petits îlots forestiers.

C. eugenioides et C. arabica

Nous avons montré que le fossé climatique qui sépare actuellement les deux espèces n'en est pas un pour la flore. Les collectes récentes de matériel, dans les monts Imatong au Soudan (Friis 1983), et Marsabit au Kenya (Berthaud et al, 1977), nous ont montré que l'aire de C. arabica était plus large que celle couramment admise pour cette espèce.

On peut donc émettre l'hypothèse que pendant certaines périodes, les aires de C. eugenioides et C. arabica se recoupaient. La création de l'espèce C. arabica, polyploïde, pourrait s'être produite, non pas en Ethiopie, mais dans le centre de l'Afrique. Les espèces C. arabica et C. eugenioides se seraient maintenues dans un même refuge au cours de différentes périodes arides. Les nombreuses fluctuations de la zone forestière pendant le Quaternaire, et les petits effectifs des populations survivant aux périodes arides, expliqueraient que C. arabica ait disparu de façon aléatoire du centre de l'Afrique (Kivu-Ouganda). La disjonction actuelle des aires de C. arabica et de C. eugenioides laisse penser qu'un refuge éthiopien a été actif, au moins lors de la dernière glaciation. Ce refuge, très limité, expliquerait l'homogénéité de C. arabica vue par l'analyse du polymorphisme enzymatique.

Selon l'histoire décrite, pour C. eugenioides, on devrait trouver une richesse génétique plus importante dans les populations de la dorsale africaine que dans les populations dont nous disposons actuellement en collection, qui ne viennent pas du Kenya.

Dans ce contexte, l'histoire de C. arabica apparaît directement liée à celle de C. eugenioides. Cette histoire commune pourrait résulter d'une origine commune.

2. Caféiers de l'ouest africain

C. stenophylla

Cette espèce typique du bloc forestier guinéen présente une structure génétique bien analysée et originale : elle est constituée de deux groupes qui n'ont conservé aucune variation interne. L'homogénéité intragroupe permet de penser que dans chaque groupe il y a eu une dérive génétique très forte, provoquée par un goulot d'étranglement génétique, c'est-à-dire par une réduction des effectifs énorme, éliminant toute variabilité. Dans chacun des groupes, un seul isolat aurait été maintenu. La recolonisation de la forêt par cette espèce, aux périodes favorables, se serait fait avec

un seul génotype dans chacun des groupes. La localisation de deux groupes aux extrémités est et ouest de la Côte d'Ivoire conduit à proposer que des zones refuge aient permis la survie de ces formes de caféiers. Elles pourraient se situer, comme proposé par Aubréville, à la frontière Ghana-Côte d'Ivoire pour les formes de l'est, dans les régions montagneuses de la frontière Guinée-Côte d'Ivoire pour les formes de l'ouest.

Les populations de chacun des groupes sont dispersées sur un territoire large et sont très isolées les unes des autres. Connaissant l'adaptation de cette espèce à des forêts plutôt sèches, on peut penser que la position actuelle de ces populations témoigne de l'extension de ce type de forêt, dense semi-décidue, qui pourrait avoir été le type de forêt pionnière lors de la reconquête du milieu, à la fin de la dernière période glaciaire. La grande fécondité potentielle de cette espèce permet de proposer que C. stenophylla ait fait partie de la flore des premières avancées de la forêt. Le retour à des conditions plus humides aurait alors progressivement repoussé cette espèce dans des zones marginales où se maintenaient ces conditions édaphiques sèches.

Pouvons nous tester les hypothèses avancées ? La structure d'espèce, au moins, devrait être testée à partir du matériel qui pourrait être récolté au cours de la prospection des pays limitrophes de la Côte d'Ivoire. Nous pourrions vérifier ainsi s'il n'existe que les deux groupes que nous avons décrits ou au contraire plusieurs autres groupes.

C. humilis

Les caractéristiques déjà décrites de cette espèce, à savoir : adaptation à un milieu très humide et effectif d'arbres efficaces important par rapport au nombre d'arbres de la population, pourraient expliquer la répartition actuelle de cette espèce et sa structure génétique. Cette espèce aurait diffusé à partir d'une zone refuge située à la frontière entre le Libéria et la Côte d'Ivoire, mais plus tardivement ou plus lentement que d'autres. C'est ce qui

expliquerait son aire limitée. C. humilis serait une espèce endémique typique de cette région. Nous avons montré que certains spécimens d'herbiers pourraient correspondre à une forme congolaise de C. humilis. Dans ce cas, il faudrait admettre un lien ancien entre ces deux formes, et donc une continuité de forêt dense humide sempervirente sur toute la côte atlantique à une période donnée. Lorsque la forme congolaise pourra être analysée, nous pourrons tester la divergence entre les deux formes, et peut-être donner une estimation de la date de cette divergence. Si l'hypothèse de deux formes de C. humilis se confirme, cette espèce ne ferait pas partie des endémiques de création, ou "néoendémiques" (Guillaumet 1967 p. 161), mais des endémiques d'extinction, dont l'aire actuelle serait en expansion.

3. Caféiers de la région guinéo-congolaise

Nous voulons évoquer ici la situation de C. canephora et de C. liberica qui reprend le même modèle. Le point marquant de leur structure est leur répartition en deux groupes. On doit donc admettre que les groupes ouest et centrafricain sont séparés depuis suffisamment longtemps pour qu'une telle différenciation ait pu avoir lieu. Il convient toutefois de s'interroger sur la position géographique de la limite entre les deux groupes. S'agit-il du fossé climatique actuel, correspondant au Bénin, ou d'une limite située plus près du Cameroun ou dans le Cameroun, comme nous l'avons vu pour d'autres groupes, les oiseaux particulièrement. La connaissance de cette zone est encore beaucoup trop incomplète pour répondre à cette question. On peut, toutefois, envisager que cette région du centre atlantique de l'Afrique, soit une zone de contact entre les deux grands groupes, car l'analyse des marqueurs enzymatiques nous a montré la position quelque peu intermédiaire des populations de ces régions. L'autre hypothèse pourrait être que les populations du Cameroun soient au centre de la dispersion actuelle des caféiers de l'espèce C. canephora. Elles auraient conservé ainsi la représentation de la plupart des gènes de l'espèce.

Dans la région ouest africaine, et tout particulièrement en Côte d'Ivoire, les C. canephora se caractérisent par une grande

homogénéité, au moins à certains locus. Leur structure génétique n'apporte pas d'arguments à l'existence de deux zones refuge dans cette région, mais plutôt à une seule, dans la région montagneuse de l'ouest.

L'indication d'une zone refuge dans l'est de la Côte d'Ivoire ne peut être trouvée que dans l'existence des Robusta Ebobo, s'ils ont une origine spontanée. Il faudrait alors admettre que la connexion entre caféiers guinéens et congolais était encore active dans un passé récent puisque la différenciation entre Robusta Ebobo et les autres caféiers congolais est très faible. Des prospections dans la région d'"origine" des Robusta Ebobo en Côte d'Ivoire, et dans la région congolaise, atlantique tout particulièrement, restent à faire pour éclairer ce point.

Les quelques éléments dont nous disposons pour tester la diversité génétique de cette espèce dans le centre de l'Afrique permettent de supposer que cette espèce a disparu du refuge de la dorsale africaine, dans l'est du Zaïre, au cours de certaines régressions de la forêt. Ce serait alors les formes de la région Cameroun-Gabon-Congo qui auraient participé à la dernière phase de recolonisation de ces territoires par la forêt. Au cours de cette migration, très rapide, un appauvrissement de la diversité génétique se serait produit, lié à la progression de la forêt, et favorisant les géniteurs les plus prolifiques.

Dans la région est du Zaïre et Ouganda, nous aurions actuellement, d'après notre modèle, une juxtaposition de plusieurs espèces dont les diversités génétiques seraient très différentes. Pour C. eugenioides, c'est dans cette région que se situerait la diversité maximale, alors que pour C. canephora (et C. liberica qui suit le même modèle), seulement une faible fraction de la diversité de l'espèce y serait présente.

4. Caféiers de l'est africain

La diversité dans cette région pourrait s'expliquer par

l'histoire des variations climatiques, et par celle de la forêt. Une différence avec l'Afrique de l'ouest et du centre est la présence de zones d'altitude depuis le Miocène ; il s'agit souvent de massifs isolés. Dans ces régions, la répartition de la végétation se fait selon des niveaux d'altitude. Les variations climatiques ont affecté la valeur de ces niveaux, sans en changer l'emplacement géographique. Dans ces régions, les déplacements des caféiers ont dû être verticaux, correspondant à un simple changement d'altitude dans le même massif, et non horizontaux comme ceux déjà décrits pour la région ouest-africaine. Cette évolution des espèces "sur place" pourrait expliquer le type de relation qui a été observé entre les différents taxons du complexe du C. zanguebariae (Hamon et al, 1984) : deux formes sympatriques ont des systèmes d'isolement très efficaces.

La diversité des caféiers dans cette région reprend les modèles évoqués pour d'autres familles végétales et pour l'avifaune. Elle conforte l'idée qu'une zone refuge se situerait dans la région des Monts Usambara. En outre, la présence de plusieurs espèces endémiques dans la zone de la frontière Zimbabwe-Mozambique permet de penser à l'existence d'une deuxième zone refuge dans cette région.

La distribution côtière de C. zanguebariae permet d'envisager l'existence d'un long ruban de forêt dans cette région. Cette forêt n'a pas toujours été continue, ce qui expliquerait la diversité des formes notées chez ce que nous appelons le complexe du C. zanguebariae.

5. Caféiers malgaches

Ces caféiers ont été étudiés par Charrier (1978). A partir des données fournies par cet auteur, nous présentons une approche "historique" de ce groupe de caféiers. Ces caféiers existent à Madagascar, île séparée de l'Afrique depuis 65 M.a., mais aussi dans l'archipel des Comores (une espèce) et dans les îles Mascareignes (deux espèces). Ces îles, volcaniques, sont beaucoup plus récentes. La distance de Madagascar aux Mascareignes est de près de 1000km, identique à celle qui la sépare de l'Afrique. Si des espèces de

caféiers ont réussi à coloniser ces petites îles, franchissant cette distance en partant de la "Grande Ile", des transferts ont pu avoir lieu plus souvent entre Madagascar et le continent. On peut penser que l'arrivée des caféiers sur l'île est bien postérieure à sa séparation du continent africain. Il n'y a plus alors nécessité d'envisager une existence du genre Coffea antérieure à cette séparation. Les caféiers malgaches seraient les espèces les plus proches des caféiers de l'est africain. La colonisation de l'île se serait produite plusieurs fois, à partir de quelques espèces "fondatrices" se diversifiant localement. On expliquerait ainsi les groupes d'espèces (ou séries) déterminés par les botanistes (Chevalier 1938 ; Leroy 1961 à 1972), et confirmés par Charrier (1978). Cette idée a déjà été émise par Leroy (1982 p. 416), mais cet auteur pense que la colonisation de l'île est antérieure à l'isolement de Madagascar du continent africain.

La richesse de diversité morphologique, observée à Madagascar, et dont on retrouve quelques situations en Afrique de l'est, pourrait bien avoir été acquise rapidement et faire illusion sur la diversité génétique réelle. Une situation, peut-être similaire, a été décrite par Guillaumet (1972) pour la cactacée africaine Rhipsalis baccifera, qui à Madagascar, apparaît sous des formes diverses amenant à la distinction de trois espèces : R. baccifera, R. fasciculata et R. prismatica. Ces espèces proviendraient de la différenciation locale de l'espèce R. baccifera, espèce unique en dehors du Nouveau Monde (Guillaumet et Mangenot 1975).

Le matériel nécessaire pour tester cette hypothèse chez les caféiers existe déjà en collection, même s'il n'est pas toujours accessible.

Au total, l'histoire des caféiers, telle que nous la proposons, montre bien la complexité de la succession des événements qui ont conduit à la situation actuelle. En effet, se superposent plusieurs échelles de temps : la répartition actuelle des caféiers est liée à l'histoire des vingt derniers millénaires ; la différenciation en espèces s'est accomplie sur deux ou vingt millions d'années. Comment alors être sûr de toujours bien distinguer ces échelles, et

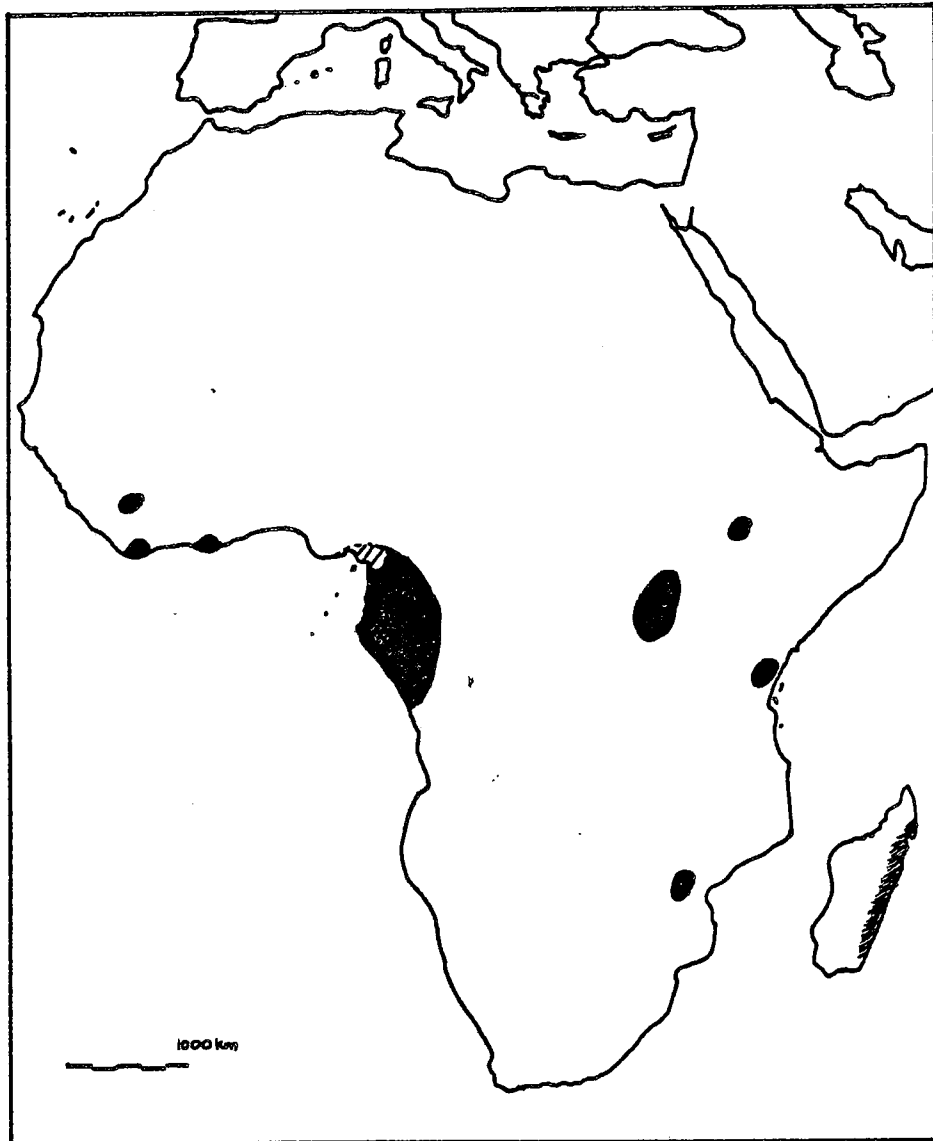


Fig. 4-2 : Zones refuges probables pour les caféiers à 18 000 B.P. (d'après Hamilton 1976 et interprétations personnelles).

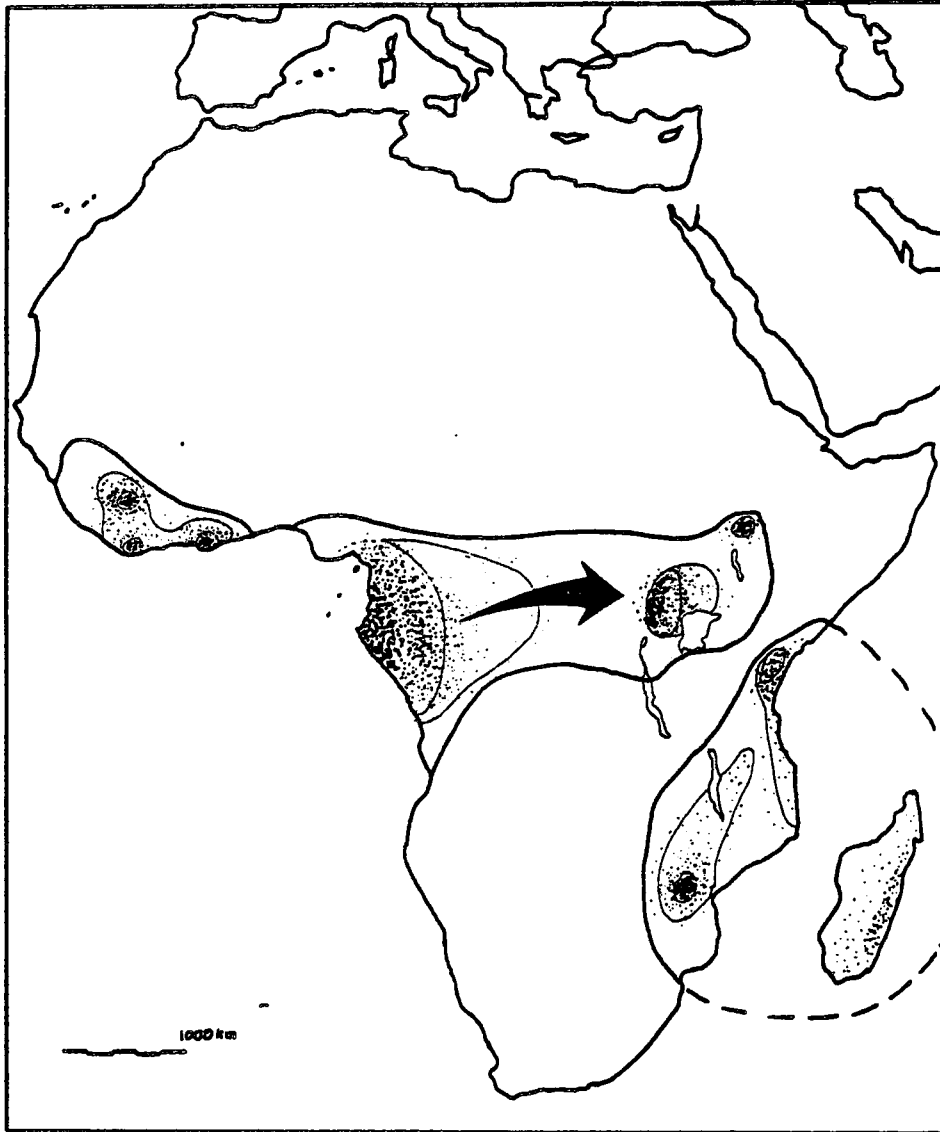


Fig. 4-3 : Répartition actuelle des caféiers et de leur diversité génétique

les faits que nous devrions rapporter à l'une ou l'autre des histoires.

6. Conclusion

La répartition des différentes régions phytogéographiques, et la bonne correspondance avec celle de la diversité des caféiers, nous conduisent à proposer la structuration suivante pour le genre Coffea s.s.. Ils se répartiraient en deux zones bien distinctes, dont la séparation serait très ancienne (mais restant encore à dater) : la zone guinéo-congolaise d'une part, tanzano-mozambicaine (et malgache) de l'autre. La première division entre les groupes de caféiers appartenant à ces zones ne passerait pas entre l'Afrique et Madagascar mais à l'intérieur du Kenya. La région guinéo-congolaise présente, à son niveau, une organisation en trois centres de diversité, correspondant à ceux proposés par White (1979). La zone tanzano-mozambicaine est plus une mosaïque de petits îlots forestiers qu'un grand massif continu. Les pôles de diversité se situeraient dans la zone frontière Zimbabwe-Mozambique, et dans la zone des Monts Usambara.

Cette organisation de la diversité des caféiers est illustrée par deux cartes. La première (fig. 4-2) représente les refuges forestiers probables, il y a 18 000 ans environ, et donc également l'aire de répartition des caféiers. Elle s'inspire de celle publiée par Hamilton (1976). La deuxième présente la répartition actuelle des espèces de caféiers, l'ombrage étant une tentative de visualisation de la diversité (fig. 4-3). Dans le centre de l'Afrique, la variation de cette diversité est aussi figurée par le sens de la flèche, qui va de la plus grande) la plus faible diversité supposée.

Une première carte avait été présenté par Demarly (1975), et reprise par Charrier (1978), pour schématiser l'évolution possible des caféiers, à partir de l'observation des relations entre espèces en croisements (Louarn 1976, Charrier 1978). Sa caractéristique principale était de proposer un centre d'origine des caféiers au centre de l'Afrique (Ouganda), d'où dériveraient tous les groupes. Nos cartes en rappelant l'histoire probable des caféiers, tentent plutôt

de situer les zones de diversité. Si le centre de l'Afrique correspond à une zone où se rencontrent de nombreuses espèces de caféiers, elles n'ont peut-être pas toutes la même diversité dans cette région.

Nous avons distingué les groupes de caféiers sur une base géographique. Il existerait trois groupes (ou sections) : les caféiers de Madagascar et de la région malgache, les caféiers de l'Afrique de l'est et du sud-est, et les caféiers de l'Afrique occidentale et centrale. Nous avons choisi de rappeler dans la dénomination de ce dernier groupe la couleur des fruits des espèces qui le composent. Dans ce groupe, à l'exception de C. stenophylla à fruits noirs, toutes les autres espèces ont des couleurs de fruits proches du rouge vif. Dans les deux autres groupes, les fruits sont souvent de couleur terne. Cette caractéristique pourrait être liée au mode d'évolution des caféiers dans la zone guinéo-congolaise qui fait intervenir des déplacements à longue distance. La couleur vive des fruits aurait favorisé leur transport par les oiseaux, et serait alors une caractéristique adaptative. Les dénominations proposées pour les trois sections sont les suivantes :

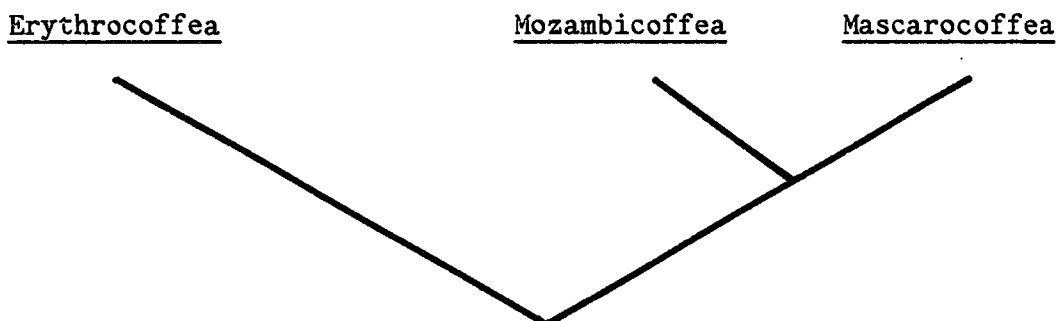
Erythrocoffea : caféiers de l'Afrique occidentale et centrale

Mozambicoffea : caféiers de l'Afrique de l'est et du sud-est

Mascarocoffea : caféiers de Madagascar et de la région malgache

La section des Erythrocoffea reprend tous les caféiers de la zone guinéo-congolaise, y compris C. eugenioides et C. arabica.

Les relations entre les sections pourraient être schématisées par l'arbre suivant :



Il reste maintenant à confirmer que cette structure en trois groupes se révèle un bon prédicteur des comportements des différentes espèces en hybridation interspécifique, et que les distances entre espèces mesurées par les différentes techniques disponibles conduisent à cette même structure. Les études menées par Louarn (1982 et c.p.) dans ce sens sont déjà bien avancées.

E. ORIGINE ET EVOLUTION DES ROUILLES

Après avoir évoqué l'évolution possible des Coffea, nous voudrions discuter de l'origine et de l'évolution de l'un de leurs parasites stricts : Hemileia sp.. C'est aussi aborder une question beaucoup plus générale concernant les relations hôte-parasite et leur évolution.

L'étude des parasites est en général focalisée sur les plus virulents, cette virulence étant mesurée par les dégâts causés aux cultures. Mais, le milieu que constituent les plantations est un milieu très perturbé par rapport aux conditions de vie que rencontre le parasite dans les populations sauvages. Comment peut se faire le passage du parasite de la plante sauvage à la plante en culture ? Cet évènement est-il unique ? C'est un domaine peu étudié car les situations permettant cette étude sont rares. Nous avons eu l'opportunité de l'aborder dans le cas des caféiers et des rouilles.

1. Hypothèses sur l'origine de la rouille *H. vastatrix*

La question que nous nous posons est en fait très simple : les rouilles ont-elles une origine monophylétique ou polyphylétique ?

Dans le premier cas, la rouille n'existait, avant la mise en culture des caféiers, que dans une région très localisée, certains la situant même en Ethiopie. L'extension de la culture des caféiers aurait permis la constitution d'une masse d'inoculum "critique", rendant ainsi possible la dispersion du parasite à longue distance et sa diversification. Toutes les formes de rouilles proviendraient alors d'une même population d'origine, et l'évolution de la rouille serait

postérieure à la mise en culture des caféiers.

Dans le deuxième cas, avant la mise en culture des caféiers, la rouille avait déjà une aire de dispersion paléo ou pan-tropicale, c'est-à-dire celle de la majorité des représentants de la famille des Rubiacées auxquels elle serait inféodée. Après la mise en place de la culture des caféiers, l'opportunité était fournie à certaines formes de se développer dans ce nouveau milieu, moyennant un certain nombre de modifications génétiques. Le passage du parasite des formes sauvages de caféiers (ou de Rubiacées) aux caféiers en culture serait alors survenu plusieurs fois, dans des régions différentes.

Ward, après l'apparition de la rouille orangée au Sri Lanka en 1869, et l'étude qu'il en fit sur place, a émis l'hypothèse (1882a) de la transformation d'une espèce d'Hemileia vivant sur une Rubiacée sauvage donc préexistante à la culture des caféiers dans cette île, devenant virulente pour les caféiers.

L'autre hypothèse, celle qui est généralement admise, est la diffusion du parasite à partir de l'Afrique, continent d'origine des caféiers. Les caféiers d'Arabie avaient été introduits au Sri Lanka vers 1700. Le parasite aurait trouvé dans ces plantations un milieu particulièrement favorable à son expression. Il devait les décimer à partir de 1869.

Ward, pour soutenir son hypothèse, s'appuyait sur le fait qu'il avait trouvé Hemileia vastatrix sur Psilanthus travencorensis (ex Coffea) et que les inoculations croisées avaient réussi. Une rouille trouvée sur Canthium campanulatum, Rubiacée banale, était également très proche de H. vastatrix, n'en différant pas suffisamment pour constituer une nouvelle espèce. L'infection de Canthium avec H. vastatrix provoquait un début de développement du champignon ; les tubes germinatifs commençaient à former un mycélium normal dans les feuilles, comme chez les caféiers.

A Java, H. vastatrix a également été observée sur P. bengalensis et P. madurensis (Burk 1889, Cramer 1908) dans les

collections. Tous les renseignements cités ici sont extraits de Cramer (1957).

Les arguments émis à l'encontre de cette hypothèse ont été les suivants :

o la rouille orangée existait en Ethiopie bien avant son apparition au Sri Lanka (Ciccarone 1940).

o la rouille orangée est apparue au Sri Lanka après plus de trente ans de culture intensive des caféiers dans ce pays. Si la rouille avait existé d'abord sur des Rubiacées sauvages, un tel délai n'aurait pas été nécessaire (Butler cité par Cramer 1957). Nous reviendrons sur la valeur de ces arguments.

2. Observations en Côte d'Ivoire

Après avoir détaillé les hypothèses sur l'origine de H. vastatrix, il est bon de revenir sur la situation observée en Côte d'Ivoire en 1975. Il s'agit de la découverte de H. coffeicola sur C. canephora alors que ce parasite n'était connu que de l'Afrique centrale.

La première remarque à faire, c'est que ce parasite existait déjà depuis longtemps en Côte d'Ivoire mais était passé inaperçu. Lourd et Huguenin (1977) signalent qu'ils l'ont retrouvé dans des échantillons d'herbier de C. canephora, récoltés en 1972. Les prospections, faites dans toute la Côte d'Ivoire juste après la découverte du parasite à Man, ont montré que ce parasite était déjà établi dans la majeure partie de la Côte d'Ivoire forestière. Nous pouvons donc en déduire que la date de la première découverte du parasite dans un pays donné n'est pas toujours celle de sa première installation.

Une autre remarque est qu'à la date de cette découverte les populations de caféiers sylvestres et des Rubiacées voisines étaient activement prospectées. Nous avons donc pu nous rendre compte immédiatement que ce parasite existait déjà dans les populations sauvages de caféiers et aussi d'autres Rubiacées : les Psilanthus.

Enfin, les tests d'inoculation de Lourd et Huguenin ont montré que la souche de rouille farineuse prélevée sur P. ebracteolatus attaquait préférentiellement cette espèce, et la souche prélevée sur Coffea, les Coffea, avec quelques exceptions. L'hypothèse d'une modification, ou seulement d'une sélection, d'une souche existant déjà sur P. ebracteolatus et devenant virulente pour les Coffea doit être proposée.

A un siècle de distance, pour deux couples hôte-parasite différents, C. arabica-H. vastatrix au Sri Lanka, C. canephora-H. coffeicola en Côte d'Ivoire, on retrouve deux situations étrangement similaires. Il nous paraît donc particulièrement important d'attirer l'attention sur le rôle de réservoir possible des Rubiacées sauvages, tant les Coffea que les espèces voisines, dans le maintien et la dispersion des rouilles. Cette situation est d'autant plus réaliste que nous avons montré que les populations sylvestres de Coffea peuvent se maintenir en présence de la rouille.

Si les rouilles ont d'abord parasité des Rubiacées sauvages, répandues dans toute la zone forestière africaine et asiatique, il sera certainement très difficile de trouver un centre d'origine bien délimité pour ces parasites. Voyons quels sont les arguments qui viennent à l'appui des deux hypothèses sur l'origine de la rouille : dispersion à partir d'un centre d'origine, ou différenciation de formes virulentes pour les Coffea cultivés à partir des formes existant localement sur des Rubiacées sauvages.

3. Arguments pour une origine polyphylétique des rouilles

a) Les rouilles évoluent très vite, pouvant ainsi s'adapter rapidement aux caféiers cultivés.

Nous rappellerons les observations faites au Brésil où H. vastatrix est connue depuis 1970 (Wellmann 1970). Eskes (1983) a fait un bilan de la situation dix ans après l'apparition de cette rouille :

La première race trouvée a été la race 2, c'est-à-dire la

race qui porte le gène de virulence V5, correspondant au gène de sensibilité le plus répandu SH5, que l'on trouve chez la plupart des C. arabica cultivés dans ce pays. Depuis, sont apparues les races portant deux gènes de virulence V5 plus V1 (ou V2 ou V4), puis trois gènes de virulence, et même, en 1980, une race portant quatre gènes V1, V2, V4, V5 (race 23). Ceci concerne l'évolution de H. vastatrix dans le cadre de sa confrontation avec C. arabica, espèce sur laquelle a été décrit le système des races physiologiques. Pendant le même temps d'autres races se différenciaient dans le cadre de la confrontation H. vastatrix-C. canephora. Ces races ont des comportements différents vis à vis d'une gamme d'hôtes C. canephora ou hybrides interspécifiques, mais un même comportement face à tous les C. arabica c'est-à-dire celui de la race 2.

Ces résultats expliquent pourquoi en Afrique de l'ouest, c'est toujours la race 2 qui est déterminée (Goujon 1979). Comme nous le faisons remarquer en 1982 (Berthaud et Lourd), dans cette région d'Afrique, seule l'espèce C. canephora existe dans les plantations. Si une différenciation de la rouille en races intervient dans cette région, elle ne pourra être mise en évidence que sur des hôtes différentiels C. canephora. La réaction de ces rouilles testées sur C. arabica, sera toujours celle de la race 2, comme cela a été vu au Brésil. Cet "étiquetage" en race 2 cache en fait une autre diversité des rouilles.

Nous retiendrons tout particulièrement que ces résultats démontrent la capacité évolutive de cette rouille, quand la quantité d'inoculum est importante et le spectre d'hôtes large. Cette évolution s'est faite sans pression de sélection du type survie imposée par un gène de résistance verticale, tous les arbres cultivés étant porteurs du gène de sensibilité SH5.

Contrairement à ce qui était attendu, ce n'est pas en Afrique, berceau des caféiers et de C. arabica en particulier, qu'on trouve le plus de races de rouille, mais en Inde et dans la région Pacifique de façon plus générale. En effet, en Afrique les zones de culture de C. arabica sont peu importantes, et elles sont récentes.

Cette capacité et cette rapidité d'évolution des rouilles, expérimentalement démontrées, nous permettent d'envisager, comme très vraisemblable, l'hypothèse du passage, rendu possible par modification de son génome, d'une rouille de Rubiacée sur les caféiers cultivés.

b) La résistance à ces parasites n'a pas une localisation géographique définie.

L'hypothèse précédente se renforce quand on voit qu'il n'est pas possible d'identifier des zones ou des régions d'Afrique, où les caféiers sylvestres présenteraient plus fréquemment des formes de résistance, c'est-à-dire une ou des régions où la confrontation entre l'hôte et le parasite serait beaucoup plus ancienne qu'ailleurs, et aurait favorisé les génotypes porteurs de résistance. La résistance serait plus un phénomène qui apparaîtrait de façon aléatoire plutôt que sélectionné par la confrontation avec le parasite. C'est le sens que nous pouvons donner à l'existence d'une petite population de C. canephora, où presque tous les arbres sont résistants alors que, dans les populations voisines, il est très difficile de trouver des arbres non attaqués par ce parasite.

Les caféiers sylvestres et les rouilles ont une histoire parallèle et les aires de répartition comparables. Il est alors facile d'admettre que l'apparition des rouilles dans les plantations ne proviendrait pas d'une dispersion du parasite depuis un centre d'origine, mais de l'adaptation de ce parasite, déjà présent, sur une Rubiacée sylvestre locale ou sur des caféiers spontanés.

4. Arguments pour une origine africaine unique des rouilles

Dans le premier paragraphe ont été cités les arguments proposés pour l'hypothèse d'une origine unique des rouilles, ou si l'on préfère, contre l'hypothèse d'une origine polyphylétique. Ils peuvent être discutés.

a) La rouille était connue en Ethiopie depuis la plus haute Antiquité (Ciccarone 1940) et donc sa découverte au Sri Lanka ne serait que

l'observation d'un simple transfert de la rouille depuis son centre d'origine. Si cette hypothèse était vérifiée il faudrait encore expliquer comment la rouille a pu réussir son passage d'Ethiopie au Sri Lanka (ou en Inde) alors que dans les différentes régions d'Afrique, à cette époque, la culture des caféiers était inexistante, et donc que l'inoculum disponible pour une dispersion à longue distance était particulièrement faible.

b) Dans tous les pays où la rouille est connue, sa découverte s'est faite longtemps après le début de la culture des caféiers dans le pays considéré. Cette phase de latence, entre installation des caféiers et apparition de la rouille, serait la preuve que l'installation de la rouille se fait par transfert d'une zone infectée vers une zone saine, et que ce transfert est un événement aléatoire dont la probabilité augmente avec le temps. Avant de proposer une autre interprétation, rappelons quelques faits.

- En Côte d'Ivoire, alors que la grande période d'extension des plantations est comprise entre 1925 et 1935, H. vastatrix n'a été signalée qu'en 1954 par Chevaugéon, et H. coffeicola en 1975. Dans ce pays, H. coffeicola existait aussi sur d'autres Rubiacées que Coffea.

- En Tanzanie, la rouille orangée a été décrite en 1894 alors que l'introduction de C. arabica dans ce pays date de 1877.

La découverte des premiers foyers de rouille dans un pays s'est toujours faite à partir de l'observation des caféiers cultivés. Aucune observation des Rubiacées sylvestres locales n'a été entreprise au même moment. La seule exception est constituée par nos observations en Côte d'Ivoire. On n'a donc jamais une image exacte de la répartition des rouilles à la date de la première découverte.

La phase de latence observée correspondrait à une phase de multiplication de l'inoculum initial, nécessaire pour arriver à un niveau d'attaque des populations de caféiers cultivés tel que la présence du parasite ne puisse plus passer inaperçue. Cette phase de latence existerait quelle que soit l'hypothèse choisie, puisqu'il

s'agirait seulement d'une phase de multiplication de l'inoculum, soit à partir de spores d'origine lointaine, soit de spores provenant des caféiers sylvestres locaux qui n'abritent que très peu d'inoculum.

Nous pensons que le mouvement observé de dispersion des rouilles en Afrique correspondrait plus, en fait, à la vague de dispersion de la culture des caféiers elle-même. Les rouilles n'apparaîtraient que lorsque les surfaces mises en culture permettent le maintien d'une quantité d'inoculum importante. Cet inoculum pourrait très bien avoir une origine locale, c'est-à-dire provenir des caféiers des populations sylvestres déjà en place.

A cette affirmation, on opposera certainement l'argument que la rouille n'est apparue qu'en 1970 au Brésil, alors que dans ce pays la culture de C. arabica est installée depuis le début du dix-huitième siècle. Proposons deux hypothèses. Dans ce pays, la rouille a été effectivement transportée depuis le continent africain, par les courant aériens (Bowden et al, 1971) ou par échange de matériel végétal contaminé. Ce déplacement a réussi car les sources d'inoculum sont maintenant très importantes en Afrique, par suite de la mise en culture des caféiers sur de grandes surfaces (Chiarappa et Pinto 1975). Une autre hypothèse pourrait être avancée : la rouille américaine proviendrait d'une modification d'une rouille qui existait déjà sur une Rubiacée sauvage américaine. Nous manquons d'informations sur ce point.

5. Conclusion

Au total, les arguments en faveur de l'hypothèse de Ward, généralisée à tous les caféiers et aux deux espèces de parasite, apparaissent beaucoup plus puissants que ceux évoqués contre cette hypthèse. On devrait donc admettre que les populations sylvestres de Coffea et des Rubiacées voisines constituent, non seulement des réservoirs d'inoculum, mais également, les relais nécessaires à la survie de ces parasites en l'absence de caféiers cultivés. Dans le cadre de cette hypothèse, les formes de ces parasites, virulentes pour les espèces de caféiers en culture, devraient avoir des origines

multiples. Les modifications nécessaires au parasite pour acquérir la virulence pour les Coffea ont pu se produire plusieurs fois dans des lieux différents. Une analyse de la diversité génétique de ces parasites de différentes provenances devrait pouvoir le mettre en évidence.

Pour la constitution des ressources génétiques des caféiers nous devons prendre en compte plusieurs phénomènes :

- La capacité adaptative de la rouille rend rapidement caduques des résistances démontrées.

- L'absence de localisation géographique des "gènes de résistance" oblige à une prospection large des caféiers en Afrique.

- La faible héritabilité des caractères de résistance, constatée lors du transfert de ces résistances d'une espèce à une autre, à quelques exceptions près, montre la diversité des gènes de résistance présents, et la difficulté de ce transfert.

- La prospection, la mise en collection et l'étude phytopathologique des Rubiacées voisines des caféiers devraient être utilisées pour la prédiction de certains risques potentiels pour les caféiers.

Chapitre III

RESSOURCES GENETIQUES POUR L'AMELIORATION DES CAFEIERS

A. HISTOIRE DE LA DECOUVERTE ET DE LA MISE EN CULTURE DES ESPECES DE CAFEIERS

Ne revenons pas sur la légende de la découverte des effets du café par le jeune pasteur qui voyait ses chèvres frappées d'insomnie (Jacob 1953), mais consacrons nous plutôt à l'histoire de la découverte des différentes espèces de caféiers et de la mise en culture de celles-ci. Cette histoire s'étend sur trois siècles environ.

1. Chronologie pour les principales espèces de caféiers

C. arabica

On ne connaît pas la date du transfert de cette espèce de son centre d'origine, l'Ethiopie, vers le Yemen. La dispersion à partir du Yemen, à la fin du 17ème siècle a été le fait de plusieurs tentatives, des Britanniques vers l'Inde et le Sri Lanka, des Hollandais vers Java, des Français vers l'île de la Réunion (Bourbon). La dispersion qui a eu le plus de succès a été celle qui a utilisé le relais de Java (cf.fig. 4-4). Elle a débuté vers 1700.

C. mauritaniae

En 1716, le Maître apothicaire Gaudron signale à de Jussieu l'existence d'un caféier sauvage dans l'île de la Réunion (Chevalier 1929 p.100).

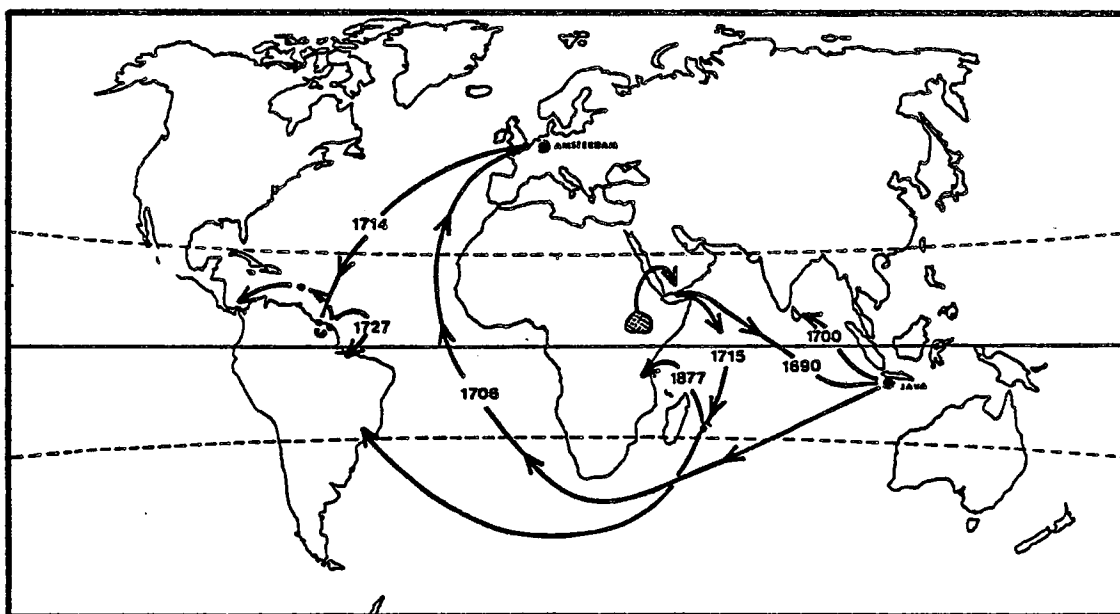


Fig. 4-4 : Etapes de la mise en culture de C. arabica.

● Centre d'origine de l'espèce

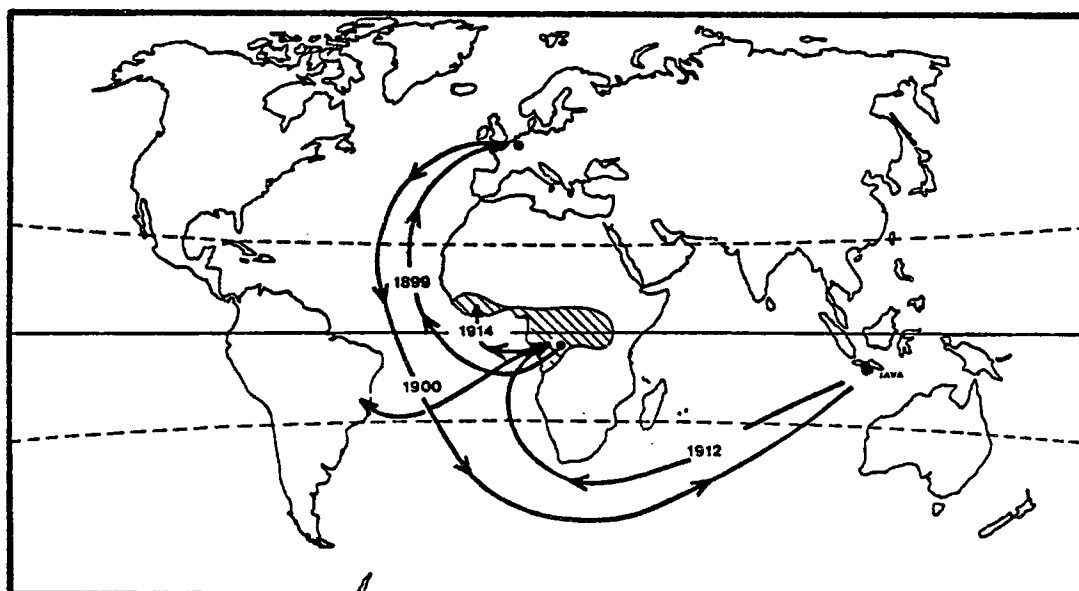


Fig. 4-5 : Etapes de la mise en culture de C. canephora.

▨ Aire de répartition des populations sauvages de cette espèce

C. zanguebariae

Cette espèce est découverte par Loureiro dans la baie de Zanguebar (Mozambique) en 1757 (Chevalier 1929).

C. liberica

Il est déjà cultivé en 1792 au Sierra Leone où des échantillons sont recueillis par Afzelius (Chevalier 1929 p.75). Sa dispersion se fait pendant la deuxième moitié du dix-neuvième siècle.

C. stenophylla

"A. Afzelius dans : Appendix to the Report of the Sierra Leone Company, en 1794, parle de ce caféier et de la valeur de ses graines" (Chevalier 1929).

C. canephora

Il est cultivé à partir de 1850 environ sur la côte atlantique d'Afrique, du sud du Gabon au nord de l'Angola, tout particulièrement près de la rivière Kouilou. Il est découvert indépendamment par Grant à Bukoba (Tanzanie) en 1861. (Chevalier 1929).

C. congensis

D'après Chevalier (1929) citant Sir Harry Johnston, c'est G. Grenfell, missionnaire explorateur, qui découvrit les premiers C. congensis dans le bas Oubangui en 1884.

Nous avons essayé de condenser l'ensemble des informations recueillies sur la mise en culture de C. arabica et C. canephora sous forme de deux cartes (fig. 4-4 et 4-5). La plupart des informations proviennent de Chevalier (1929), d'autres sont tirées de Cramer (1957) et certaines de Leplae (1936). Ce qui nous paraît remarquable pour ces deux espèces, c'est la rapidité de la dispersion et de la mise en culture. En une vingtaine d'années, vers 1700 pour C. arabica, vers

1900 pour C. canephora, la plupart des grands mouvements d'échanges intercontinentaux étaient achevés.

Il faut aussi noter les allers et retours du matériel végétal. C. arabica est introduit en Afrique de l'est, non pas à partir de l'Ethiopie mais de l'île de la Réunion. Des formes Robusta de C. canephora sont réintroduites au Zaïre, d'où elles avaient été exportées une quinzaine d'années auparavant.

Si les transferts ont été nombreux, ils n'ont affecté qu'un petit nombre de plantes. Les graines perdant leur pouvoir germinatif rapidement, les transferts devaient se faire sous formes de jeunes plantes. On voit donc immédiatement que les bases génétiques sur lesquelles se fonde le développement de la culture du caféier sont très restreintes. Une diversification du matériel végétal par de nouvelles prospections dans les populations sauvages trouve donc pour les caféiers sa pleine justification.

Ces échanges de matériel, par l'introduction d'une espèce dans un pays où elle existait déjà, s'ils paraissent surprenants, amènent à une confrontation génétique entre des formes éloignées et initient donc un nouveau cycle d'évolution pour ces espèces. Nous verrons à ce sujet, plus en détail, l'histoire de la mise en culture des caféiers en Côte d'Ivoire.

2. Histoire de la découverte et de la mise en culture des caféiers en Côte d'Ivoire

Le tableau 4-5 présente la chronologie que nous avons pu reconstituer pour l'histoire des caféiers dans ce pays. Les commentaires à faire sont les suivants :

Les premiers caféiers cultivés sont importés du Libéria et non prélevés dans les forêts environnantes, ce qui témoigne d'une très mauvaise connaissance du milieu forestier à cette époque, et qui s'explique par des courants d'échanges uniquement côtiers.

On découvre des caféiers sauvages de différentes espèces pendant une longue période, jusqu'en 1937, date des dernières prospections de Portères.

Les premières introductions de C. canephora, grâce à l'initiative de Beynis, sont très précoces et correspondent à l'époque des premières mises en culture de cette espèce. Celles-ci se font aussi avec du matériel provenant des populations spontanées. L'introduction en Côte d'Ivoire des formes Robusta, en même temps que la mise en culture des formes locales appelées alors Kouilou, crée une situation originale, qui ne se retrouve pas dans les pays d'Afrique centrale. En effet, en Côte d'Ivoire, on a involontairement favorisé la confrontation entre les deux formes principales de l'espèce C. canephora, que nous avons dénommées guinéenne et congolaise. De la confrontation de ces deux formes sont sortis des hybrides "intergroupes" sur la valeur desquels nous reviendrons dans un prochain paragraphe.

Les Robusta Ebobo posent un problème car d'une part, ils ne sont pas signalés par Portères (1937), qui fait un bilan des connaissances sur les caféiers sauvages de Côte d'Ivoire à cette époque, d'autre part, ils proviennent de la région où ont eu lieu les premières introductions de C. canephora, introductions à partir d'origines très diverses. Ces arguments plutôt en faveur d'une origine introduite des Robusta Ebobo sont combattus par le fait que Cordier (1961) les présente comme d'origine spontanée, provenant de la région des "Montagnes Bleues". Portères (1959) les considère aussi comme spontanés sans toutefois approfondir cette question. Il est alors très difficile de trancher le débat et en attendant d'hypothétiques informations supplémentaires, nous considérerons les deux hypothèses comme aussi vraisemblables.

Nous noterons aussi les hésitations pour le choix de l'espèce ou de la variété à privilégier en culture : C. liberica ou C. canephora, Robusta introduit ou Kouilou local. Le choix a en fait été imposé par des contraintes parasitaires (scolyte, trachéomycose et rouilles). La trachéomycose a éliminé presque entièrement C. liberica.

Tableau 4-5. : Chronologie de la découverte et de la mise en culture des caféiers en Côte d'Ivoire

- 1870 Les premiers caféiers cultivés (C. liberica) sont introduits sur la Côte des Krous (région de Tabou) en provenance du Liberia par des missionnaires (Cordier, 1961).
- 1881 La première plantation de C. liberica est mise en place à Elima (sud est de la Côte d'Ivoire) par Verdier et de Brétignière avec des graines en provenance de Monrovia (Cordier, 1961, Portères 1962, Sibert, 1932, p.32)
- 1893 Le C. arabica est introduit à Dabou par Jolly (Cordier, 1961).
- 1901 Thoiré, à San Pédro récolte un échantillon d'herbier, n°192, de Coffea sp. déterminé par Berthaud (janvier 1983) comme appartenant à l'espèce C. liberica.
- 1907 Chevalier découvre, à Guidéko, près de Soubré, une plante qu'il classe d'abord dans C. brevipes, puis qui est déterminée par Portères comme C. abeokutae (A. Chev.16406bis). Dans ce même village, et aussi dans toute la région du Sassandra et du Cavally, Chevalier découvre les premiers C. humilis.
- 1909 Lors de son voyage dans l'Est de la Côte d'Ivoire, Chevalier découvre dans la région d'Assikasso (près d'Abengourou) des C. liberica (A.Chev 22588,22599) et des C. canephora qu'il nomme alors C. maclaudi comme ceux qu'il avait rencontrés dans le Fouta-Djalou en 1905 (A. Chev 22589, 590, 602).
- 1910 Beynis, planteur dans la région d'Aboisso, introduit des C. canephora appartenant aux formes Niaouli (Benin) et Kouilou (Gabon) (Cordier 1961).
- 1912 Des C. canephora sont découverts par Landré dans la région de Touba, par Le Campion dans la région du Bafing (Portères 1937).
- 1912 Tentative de mise en culture de C. humilis par Delas à Soubré. (Portères 1962).
- 1914 Des C. stenophylla sont repérés par Morin à Ouéllé, (centre-est de la Côte d'Ivoire). Il s'agit de biotypes à grandes et moyennes feuilles (Portères 1937).
- 1914 Dellabonin retrouve des C. liberica dans la région d' Abengourou : Nianda, Kongodia, Assikasso (Portères 1937).
- 1914 Introduction de Robusta au jardin d'essais de Bingerville, en provenance du jardin d'Eala (Zaïre), et de Kouilou en provenance de de Buitenzorg (Java) (Cordier 1961).
- 1915 Introduction à Bingerville de Robusta de Buitenzorg (Java) (Cordier 1961).

- 1921/** Apparition du scolyte des grains dans la région d'Aboisso. Toutes les variétés locales ou introduites y sont sensibles. On commence à faire appel au Robusta, plus résistant, pour l'établissement des nouvelles plantations (Cordier, 1961).
- 1922** les variétés locales ou introduites y sont sensibles. On commence à faire appel au Robusta, plus résistant, pour l'établissement des nouvelles plantations (Cordier, 1961).
- 1928** Court retrouve des C. stenophylla sur la Comoé près d'Aniasué dans l'est de la Côte d'Ivoire et dans la forêt-galerie du Bafing à l'ouest (Portères, 1937).
- 1929** Fourneau signale cette espèce dans la région d'Abengourou. (Portères 1937).
- 1929** Legourd découvre une nouvelle forme de C. liberica dans le bassin inférieur de la Tanoé (est Côte d'Ivoire).
- 1930** Nouvelle introduction de Robusta en provenance du Zaïre : "Robusta Congo" (Cordier, 1961).
- 1930/** Découverte des formes C. liberica de l'ouest de la Côte d'Ivoire par **1931** Portères (Portères, 1937).
- 1931** Castelli trouve des C. stenophylla dans la région de Tiassalé (centre sud de la Côte d'Ivoire) (Portères, 1937).
- 1933** Legleu, des services agricoles, découvre les formes de C. canephora de la région Totokro-Beoumi (centre de la Côte d'Ivoire) (Portères 1937).
- 1935** Introduction des "Robusta Ineac" en provenance de l'I.N.E.A.C., Zaïre et des "Robusta Lulla" en provenance de la station de Lulla, Zaïre (Cordier, 1961).
- 1948** (à partir de) Epidémie de trachéomycose due à Fusarium xylerioides Destruction de C. liberica et des C. canephora de race Kouilou. La mise en culture de la race Robusta est encouragée (Cordier, 1961).
- 1951** Introduction des "Kouilous de Madagascar" (sélections à partir de matériel provenant du Gabon) (Cordier, 1961).
- Sans date** Découverte dans les "montagnes bleues" et mise en culture dans la région d'Aboisso des "Robusta Ebobo" (Cordier, 1961).
- 1954** La rouille orangée (Hemileia vastatrix) est signalée pour la première fois en Côte d'Ivoire par Chevaugéon.
- 1975/** Découverte de la rouille farineuse (Hemileia coffeicola) en plantation puis dans les populations de caféiers spontanés et du genre voisin Psilanthus (P. ebracteolatus et P. manni) par Berthaud, Desclert, Goujon, Hugué, Lourd.
- 1975** (à partir de) Redécouverte des populations sylvestres de caféiers et mise en collection de ce matériel : C. canephora, C. humilis, C. liberica, C. stenophylla, Psilanthus ebracteolatus et P. manni.

Elle a favorisé la mise en culture de la forme Robusta. L'apparition de la rouille, Hemileia vastatrix, a aussi poussé à l'adoption de cette forme. Jusqu'à présent, la découverte de H. coffeicola n'a pas eu de conséquences de ce point de vue.

L'adoption des formes Robusta, si elle pouvait limiter l'impact des attaques parasitaires, amenait à diffuser en Côte d'Ivoire des formes qui n'avaient pas une adaptation très marquée aux conditions de milieu de ce pays. On comprend alors mieux que des formes hybrides entre les différentes origines aient pu être favorisées et repérées lors des prospections en plantation effectuées entre 1955 et 1965 environ.

B. AMELIORATION DES CAFEIERS EN COTE D'IVOIRE

Nous choisissons l'exemple des recherches qui ont été menées dans ce pays, car c'est celui que nous connaissons le mieux et pour lequel nous disposons des éléments les plus nombreux pour retracer le cheminement des recherches effectuées. Nous pourrions présenter les résultats acquis et en proposer une interprétation qui s'appuiera sur les faits apportés tout au long de notre étude. Nous évoquerons ensuite, comme conséquence, les voies d'amélioration à suivre sur la base des connaissances et des objectifs actuels.

1. Sélection des caféiers *C. canephora* en Côte d'Ivoire

En 1963, l'I.R.C.C. (ex I.F.C.C.) a publié un projet de programme d'amélioration des caféiers en Côte d'Ivoire et dans d'autres pays. Les voies envisagées sont clairement exposées ainsi que les formes de sélection initiées. Un article en forme de bilan a été rédigé par Capot (1977) quinze années après. Il nous permet d'apprécier les résultats obtenus et les infléchissements apportés au schéma directeur de départ. Actuellement, l'ensemble des données recueillies au cours de ces cycles de sélection est réanalysé pour tirer le meilleur parti possible de l'imposant travail déjà réalisé (I.R.C.C.-O.R.S.T.O.M. 1984).

a. Projets et buts

Le projet distinguait de manière fondamentale deux voies d'amélioration : la sélection végétative (S.V.) et la sélection générative (S.G.). La distinction se fondait en fait sur le type de matériel amélioré à distribuer : des graines (S.G.) ou des boutures (S.V.). La communication entre les deux méthodes n'était pas envisagée car il était prévu que la sélection végétative fournisse des résultats rapides permettant d'attendre ceux de la sélection générative. En effet : "...la sélection végétative n'offre actuellement qu'un intérêt secondaire...la sélection générative se voit accorder en Côte d'Ivoire une importance particulière..." I.F.C.C. (1963 p.18,19).

Ce projet prévoyait donc de tester des arbres en collection pour un premier triage et d'installer ensuite d'une part, des essais de confirmation pour les clones (S.V.), et d'autre part, des essais de descendance en fécondation libre pour tester l'aptitude générale à la combinaison (A.G.C.) des géniteurs possibles. Cette phase devait alors être suivie d'essais de descendance issues de croisements contrôlés pour tester les meilleures combinaisons possibles entre géniteurs reconnus comme ayant une bonne A.G.C. Cette dernière phase devait être la dernière étape du premier cycle de sélection.

Les critères de sélection qui avaient été retenus étaient la productivité, une bonne qualité à la tasse et une belle présentation (I.F.C.C. p.9).

b. Matériel

On a très peu d'informations sur celui-ci. "Le sélectionneur dispose pour atteindre cet objectif d'une gamme importante de caféiers repérés en brousse, au cours de prospections, et en station de recherches" (I.F.C.C. 1963 p.15). "Les collections sont groupées sur la station centrale de Divo : elles sont alimentées par des prospections effectuées parmi les plantations de Côte d'Ivoire, au sein de certains essais de descendance génératives et par des introductions de l'étranger..." (Capot 1977).

On peut penser que les critères qui ont permis de retenir ces arbres parmi tous ceux des différentes plantations ne faisaient pas intervenir la productivité, car Capot (1977) ajoute : "le rendement annuel moyen des collections (800-900 kg de café marchand par hectare)...reflète bien ce qu'on peut escompter de matériel non sélectionné, mais correctement cultivé". Dans le fichier de l'ensemble des collections est conservée l'information des types de provenance : Kouilou ou Robusta.

c. Étapes et résultats obtenus

La première étape a été la mise en place d'essais à partir des arbres repérés avant 1960. Ainsi, les arbres utilisés pour les premiers essais ne provenaient pas des collections telles que le concevait le programme présenté, essais et collections ayant été installés simultanément. Les premières variétés proposées à la diffusion, sous forme de boutures, vers 1970, provenaient de ces premiers essais. Pour ceux-ci, la phase de présélection en collection homogène avait donc été évitée.

Pour raccourcir les premières phases de la sélection, le choix des géniteurs pour les croisements contrôlés n'a pas attendu les résultats des tests d'aptitude générale. Ces croisements ont été réalisés en même temps que les tests d'A.G.C. (Capot 1977). Les tests d'aptitude générale ont permis de trier onze descendances à fortes A.G.C. significativement supérieures à la moyenne, sur 174 mises en essai. Jusqu'à présent, les tests d'A.S.C. entre ces onze géniteurs ne sont pas tous réalisés et les résultats n'ont pas encore été exploités. On peut expliquer ce ralentissement dans l'obtention des résultats, par une activité de sélection qui s'est déplacée de la recherche de variétés à diffuser par graines vers celle de variétés à diffuser par bouturage, devant les succès obtenus par cette dernière voie et la mise en place d'une structure de vulgarisation correspondante (S.A.T.M.A.C.I.).

Globalement les résultats, en termes de productivité peuvent se présenter de la façon suivante (Capot 1977) :

- les sept meilleurs clones produisent de 1700 à 3350 kg de café marchand par hectare et par an.

- dans les mêmes conditions les trois meilleurs combinaisons hybrides ont donné des productions moyennes de 1900 à 2000 kg.

- les onze meilleures descendance en fécondation libre (meilleure A.G.C.) n'ont produit que 700 à 1100 kg.

d. Difficultés rencontrées

Nous présentons ici les points qui nous paraissent avoir provoqué les difficultés les plus grandes pour l'obtention et l'analyse des résultats.

Ce travail a débuté sans disposer de clones à comportement et productivité connus, qui sont nécessaires pour jouer le rôle de témoins. Le choix des témoins a donc été fait a priori. Le clone A1 a souvent été choisi ; il s'est trouvé que ce clone a une productivité faible et fluctuante. La productivité faible n'est pas fondamentalement défavorable, puisque les résultats des clones testés sont exprimés en pourcentage du clone témoin. En revanche, l'interprétation est fortement limitée quand on ne connaît pas le mode de variation de la productivité du clone témoin. Noirot (in I.R.C.C.-O.R.S.T.O.M. 1984) a montré par l'analyse des résultats de plusieurs essais que des comportements différents peuvent être distingués : arbres réagissant très peu aux conditions environnantes ou au contraire arbres réagissant fortement. La discussion est donc encore ouverte pour choisir les types de clones qui conviendraient le mieux comme témoins.

Ce problème a été amplifié lors de l'étude des descendance, car, ayant introduit comme témoins des descendance en fécondation libre, la variation des témoins s'est trouvée augmentée de la variation génétique.

Nous venons d'effleurer dans ce paragraphe une question plus générale : quelle est la méthode la plus efficace, ou la plus sûre, pour récupérer les individus les plus intéressants parmi l'ensemble de tous ceux qui ont été mis en essai ?

Le niveau de production des meilleures combinaisons hybrides n'a jamais atteint le niveau de production des meilleurs clones. Cet obstacle, qui n'a pas pu être franchi, a amené un changement d'objectif par rapport au programme initial. La recherche de clones intéressants a alors primé sur la recherche de combinaisons hybrides. Ce résultat provient fondamentalement de la structure très hétérozygote des géniteurs retenus qui introduit une grande hétérogénéité génétique dans les descendance. En supposant qu'une descendance donne d'aussi bons résultats que le meilleur clone, en jouant sur la variabilité génétique de cette descendance, il sera toujours possible de trouver quelques descendants à productivité supérieure, qu'il suffira de multiplier végétativement pour apporter un nouveau progrès.

2. Une relecture des résultats

Classiquement, on a distingué deux groupes chez C. canephora : les Kouilou et les Robusta (cf. première partie), à partir de caractères morphologiques. On a vu par ailleurs toute l'ambiguïté que recèlent ces vocables. Cette classification n'a pas reçu d'application sur le plan du schéma de sélection. Nous voudrions montrer ce que peut apporter l'étude des ressources génétiques chez les caféiers de l'espèce C. canephora, et tout particulièrement la connaissance de la structure génétique de cette espèce.

Rappelons nos résultats de la deuxième partie. Les C. canephora se répartissent en deux groupes : le groupe guinéen et le groupe congolais ; à ce dernier se rattachent les Robusta Ebobo. La coupure entre ces deux groupes est très nette. Les arbres repérés en position intermédiaire s'expliquent par une origine "hybride intergroupe". Cette origine "hybride intergroupe" est facile à interpréter, maintenant que nous connaissons l'histoire des caféiers de cette espèce en Côte d'Ivoire. L'importation et la diffusion massive des formes congolaises ou "Robusta" dans ce pays ont créé une situation originale de confrontation de deux formes de caféiers. Tant dans les populations sylvestres que dans les plantations, se sont trouvées réunies les conditions pour la création d'hybrides intergroupes. Ces hybrides ont la caractéristique d'être hétérozygotes à tous les locus

où les allèles sont fixés dans chacun des groupes. Il s'agit donc d'hybrides de première génération.

Ceci étant rappelé, revenons sur l'analyse que nous avons menée sur les clones en collection à l'I.R.C.C.. N'ayant pas eu matériellement la possibilité d'analyser tous les clones en collections, nous avons choisi d'appliquer notre technique d'électrophorèse à tous les clones ayant subi une évaluation de leur productivité ou de celle de leurs descendants.

A partir de ces analyses, une position dans notre système de classification en groupe a pu être attribuée à ces arbres. La répartition par groupes se décrit ainsi :

(1)	groupe guinéen	5
(2)	groupe congolais	40
(3)	Robusta Ebobo	11
(1x2)	hybrides congolais par guinéen	12
(2x3)	hybrides Ebobo par guinéen	12

et nous conduit aux remarques suivantes :

a) Les nombreux clones appartenant au groupe congolais correspondent à des introductions variées de Robusta. Ceci montre donc qu'au Zaïre, les formes spontanées d'où sont issues ces formes Robusta font bien partie de ce groupe, décrit sur la base des caféiers sylvestres de Centrafrique.

b) Le groupe guinéen, ou groupe des caféiers de Côte d'Ivoire, est très largement sous-représenté dans les collections I.R.C.C. ou tout au moins dans le groupe des clones mis en expérimentation.

c) Les six meilleurs clones, du point de vue de la productivité, extraits des quatre-vingts mis en pré-sélection et retenus pour leur diffusion par multiplication végétative dans la caféière ivoirienne, appartiennent aux groupes suivants :

- guinéen : IF197
- hybrides guinéens par congolais : IF107, IF126, IF181, IFOA2 (IF461)
- hybrides Ebobo par congolais : IF182

On ne retrouve donc dans cette liste aucun arbre appartenant à des formes congolaises ou Robusta Ebobo qui regroupent tout de même 51 des 80 clones soumis à l'analyse.

d) La plupart hybrides réalisés sont des combinaisons complexes correspondant à des croisements entre hybrides intergroupes de formule $(1 \times 2) \times (2 \times 3)$ par exemple, ou entre hybrides intergroupes et formes d'un groupe $(1 \times 2) \times 3$. D'un point de vue quantitatif, sur les 94 combinaisons, 66 sont des formes complexes et 28 s'apparentent à des croisements intra ou intergroupes. Les croisements entre formes typiques du groupe guinéen et congolais ne correspondent qu'à cinq combinaisons hybrides. On peut trouver dans la composition complexe des descendance une des sources de leur hétérogénéité génétique et phénotypique. Il serait particulièrement intéressant de comparer l'hétérogénéité de telles descendance avec celles qui proviennent de croisements intergroupes dont on peut penser qu'elles sont plus homogènes. Deux des trois combinaisons hybrides qui se distinguent le plus par leur productivité (H2 et H6) appartiennent à des croisements entre groupes congolais et guinéen, la troisième à une combinaison complexe.

Il est donc surprenant et intéressant de noter que les meilleurs combinaisons ont pu être repérées dans un type d'hybridation où le nombre de combinaisons testées est très faible, 5 sur les 94 analysées. Ce type de combinaison qui regroupe les deux "génomés" est celui de la plupart des meilleurs clones, comme nous l'avons signalé au paragraphe précédent.

e) En complément, nous pouvons observer les origines des onze géniteurs retenus comme ayant les meilleures aptitudes générales à la combinaison. On y trouve : quatre congolais, trois guinéens, deux Robusta Ebobo et un seul hybride intergroupe. La faible représentation des hybrides intergroupes parmi les géniteurs à bonne A.G.C. laisse

penser que celle-ci s'exprime mieux dans les combinaisons intergroupes et que, dans cette phase de sélection, ce sont les représentants typiques des groupes qui sont retenus préférentiellement. Ces résultats vont bien dans le sens de ceux qui ont été décrits dans les paragraphes précédents.

On voit les problèmes que soulève la méthodologie employée couplée à la structure génétique que nous avons mise en évidence. Pour les descendances obtenues en fécondation libre, le "vent pollinique" n'ayant pas été contrôlé, on a pu sélectionner involontairement les génotypes qui avaient eu la chance de recevoir des pollens d'arbres du groupe complémentaire, par leur position en champ particulière par exemple. La sélection aurait alors trié, non pas les meilleures A.G.C. réelles, mais seulement les descendances correspondant à des combinaisons intergroupes. Si la deuxième étape du programme est réalisée, c'est-à-dire les tests d'A.S.C. entre les géniteurs retenus pour leur meilleure A.G.C., on mettra peut-être en évidence des A.S.C. très marquées entre certains géniteurs. Connaissant maintenant l'existence des groupes, l'interprétation de ces résultats devra faire intervenir autant l'aptitude générale à la combinaison intergroupe que l'aptitude spécifique.

Les combinaisons hybrides retenues par la sélection font appel à la combinaison entre arbres de groupes différents. Dans la deuxième partie de notre travail, nous avons eu l'occasion de souligner toutes les différences qui existent entre ces groupes. Alors, que se passe-t-il quand on aborde la production à grande échelle des combinaisons hybrides intéressantes ? La réalisation des hybrides intergroupes est gênée par les différences phénologiques entre les groupes. Les époques de maximum de floraison sont décalées, ce qui limite la productivité des champs semenciers biclonaux et rend inopérante la formule des hybrides triclonaux proposée par Capot (1977). En effet, à l'analyse, on constate que deux des trois clones retenus font partie d'un même groupe, le troisième de l'autre. Par le jeu des décalages de floraison entre groupes, ce sont les croisements entre arbres du même groupe qui sont favorisés. Le champ semencier fournit ainsi des semences provenant surtout d'une combinaison

intragroupe, alors que les clones qui le constituent ont été retenus sur leur capacité à fournir des descendants intergroupes intéressants.

Nous déduisons de cette nouvelle lecture des résultats l'indication très forte que la formule, qui pourrait apparaître comme "formule miracle", pour produire de "bons" clones ou de "bons" hybrides, tout au moins de bons producteurs, consiste à croiser des représentants des groupes principaux mis en évidence lors de l'analyse des populations sylvestres.

C. PROPOSITION D'UN SCHEMA D'AMELIORATION

Un point fort résulte de l'analyse précédente : une productivité élevée peut "surgir" de la combinaison de géniteurs appartenant à des groupes différents. Ce résultat, s'il est nouveau pour les caféiers, a déjà été exploité chez d'autres plantes, et nous y reviendrons. Pour les caféiers, il conduit au schéma présenté dans la fig. 4-6. Nous verrons ensuite comment ce schéma permet de créer des variétés satisfaisant aussi aux autres critères de sélection.

1. Description du schéma

Ce schéma (fig. 4-6) est facile à décrire. Sa caractéristique de base est de prévoir, à différentes étapes, une hybridation entre les deux groupes, guinéen et congolais.

La première étape est la constitution des populations sources guinéenne et congolaise, à partir de l'identification du matériel en collection, et du matériel provenant des prospections. Cette étape se continue par la réalisation d'hybrides intergroupes, une phase de sélection parmi les hybrides obtenus en fonction des différents critères de sélection mis en place, et la diffusion de variétés clonales. La sélection des individus les plus intéressants n'est pas différente de celle qui est actuellement effectuée.

La deuxième étape consiste à créer deux nouveaux "pools" génétiques, guinéen et congolais, à partir des populations sources, en

favorisant le brassage (recombinaisons) à l'intérieur de ces pools. Les critères de sélection pour chacun d'eux sont encore à définir, dans la perspective d'obtenir une bonne complémentarité au moment de l'hybridation intergroupe. En effet, cette étape doit s'accompagner de tests pour rechercher les meilleures combinaisons intergroupes. Le produit final pourrait être des hybrides diffusés par graines. Cependant, comme nous l'avons déjà souligné, la variabilité interne de ces descendances est toujours exploitable par sélection ; une sélection clonale parmi les hybrides devrait alors fournir une nouvelle amélioration.

Nous avons fait figurer dans notre schéma, en pointillés, la possibilité d'utilisation du matériel haploïde doublé. Mais, les études sur ce matériel en sont encore dans une phase exploratoire, et il est bien difficile d'en prévoir les résultats. Néanmoins, un point nous paraît important à souligner : ce matériel doit être lui aussi organisé en deux groupes, guinéen et congolais, pour pouvoir récupérer au moment de l'hybridation, l'effet d'hétérosis déjà décrit.

Le schéma proposé est centré sur l'obtention et la diffusion de variétés clonales, car un point, maintenant bien établi, est la possibilité de multiplier végétativement un génotype intéressant pour en faire une variété agronomique.

Le bouturage est actuellement utilisé à large échelle et a montré ses capacités de multiplication. Un facteur limitant de la multiplication d'un génotype particulier est souvent le passage entre l'arbre repéré en collection et ses premières multiplications en parc à bois. Une solution qui pourrait être préconisée serait le passage par une phase de greffage, car les taux de multiplication sont beaucoup plus élevés par cette technique. La multiplication se faisant selon une progression géométrique, tout gain sur les premières générations se traduit par un gain considérable sur les générations ultérieures. Signalons que les taux de multiplication possibles présentés pour la technique de multiplication in vitro (Dublin 1982), à savoir 3 à 5 boutures tous les 2 mois à partir d'un seul entre-noeud, sont proches de ceux qui sont obtenues par greffage (Couturon c.p.).

Le bouturage écarte les nombreuses possibilités offertes par le greffage, qui ont déjà été exploitées chez la plupart des arbres fruitiers. Ne faudrait-il pas entreprendre un programme de recherches sur le greffage des caféiers afin de profiter des possibilités qu'offre la création d'un arbre à partir de deux génotypes ? Nous avons eu l'occasion de présenter l'augmentation de production qui en résultait chez les caféiers de la Nana (Berthaud et al, 1984). Nous pensons que les génotypes porte-greffe et greffon pourraient être sélectionnés sur des critères très différents, par exemple : adaptation au sol et modulation de la vigueur pour le porte-greffe, qualité de la production pour le greffon. Cette opportunité offerte par le greffage devrait être utilisée.

La relative facilité de la multiplication végétative limite l'intérêt véritable de l'obtention, par croisements entre haploïdes doublés, de descendances hybrides homogènes, pour une installation d'arbres en champs à partir de graines. Mais, ce matériel haploïde doublé fournit une voie nouvelle pour l'analyse génétique de caractères complexes comme la résistance à la rouille, la teneur en caféine, etc...

2. Conséquences pour l'amélioration de la qualité

Nous prendrons en compte deux composantes de la qualité du café : la teneur en caféine et la valeur à la tasse.

a. Teneur en caféine

La teneur en caféine n'est pas liée à la productivité. Nous l'avions déjà signalé à partir des résultats obtenus à Madagascar (Charrier et Berthaud 1975)? Le Pierres (c.p.) a pu sélectionner des arbres haut-producteurs à faible teneur en caféine. L'argument principal évoqué pour l'existence d'une liaison entre les deux caractères était que "les clones les plus productifs sont également affectés des plus fortes teneurs en caféine" (Capot 1977). Or il s'agit des clones IFOA2 et IF461 qui pourraient correspondre à deux étiquetages d'un même individu (cf. dans ce chapitre : § D). Les

autres clones sélectionnés ont une valeur comprise entre 2,3 et 2,8% M.S. c'est-à-dire très proche de la moyenne des C. canephora, qui nous l'avons vu, est de 2,6% M.S.. Ceci démontre d'une autre manière l'indépendance entre les deux caractères à sélectionner.

La teneur en caféine est un caractère facilement sélectionnable. Dans la descendance d'un seul croisement, on trouve une variabilité particulièrement importante, comparable à celle d'une collection d'arbres de l'espèce (Charrier et Berthaud 1975). Une transgression vers les fortes ou les faibles teneurs est obtenue quand on croise des géniteurs forts ou faibles en caféine, respectivement, entre eux. C'est ainsi qu'on a pu obtenir des teneurs en caféine de 1% et 5% M.S. chez C. canephora (Le Pierres c.p.).

Nous avons montré (Charrier et Berthaud 1975) que les caféiers de Côte d'Ivoire avaient en général des teneurs en caféine plus élevées que ceux du centre de l'Afrique. Nous savons maintenant qu'il s'agit de différences entre les deux groupes. Il conviendrait d'étudier la variabilité dans chacun des groupes pour ce caractère, et le comportement des hybrides intergroupes.

b. Qualité à la tasse

Alors que ce critère est régulièrement pris en compte pour les sélections des C. arabica, chez C. canephora, il a souvent fait partie des projets annoncés, mais les obstacles rencontrés ont limité sa mise en oeuvre. Le premier obstacle est l'absence de valorisation possible à court terme des individus présentant une qualité améliorée. L'autre obstacle réside dans le fait que, contrairement à la teneur en caféine, on ne dispose pas d'une chaîne permettant une analyse en série de cette caractéristique et donc qu'on connaît très mal la répartition des bons et des mauvais caféiers dans une même espèce.

Au chapitre des espoirs, on peut penser à rechercher des critères chimiques permettant un criblage pour la qualité de la boisson (Reymond 1982). Même un critère négatif serait intéressant. Pouvoir prédire qu'un certain nombre de cafés-boissons n'auront pas

une qualité acceptable, en permettant l'élimination d'échantillons, allégerait d'autant la tâche qui consiste à tester, "à la tasse", tous les échantillons.

La mise en place d'une chaîne de dégustation et l'adoption de critères chimiques permettraient d'évaluer les qualités des arbres disponibles dans nos collections. Elle permettrait aussi de comparer l'importance de la variabilité intra et interspécifique pour ces caractères dont nous ignorons tout actuellement.

Le schéma d'amélioration proposé est favorable à la recherche sur la qualité. En faisant intervenir deux pools, il est possible de sélectionner dans chacun d'eux pour des caractères complémentaires. Une grande partie de l'énergie de recherche peut être consacrée à ces caractéristiques, puisqu'on espère obtenir la productivité désirée par le jeu de la combinaison entre les deux pools.

3. Création et sélection

Quel que soit le matériel considéré, il nous paraît important de souligner le fait que toute amélioration passe par deux phases : la création de matériel nouveau et, ensuite, la sélection du matériel répondant aux différents objectifs fixés, parmi la masse du matériel créé.

Nous apportons par notre étude quelques informations sur la première phase, par l'évaluation du matériel provenant des prospections et la proposition d'un schéma de création de matériel qui profite au mieux de la structure génétique découverte chez C. canephora. De façon générale, tout le processus de constitution de ressources génétiques enrichit les possibilités de création de matériel. Il devient alors nécessaire d'entamer une réflexion sur les méthodes à mettre en oeuvre pour récupérer, parmi toutes les combinaisons créées, le matériel le plus intéressant. C'est un domaine où les recherches théoriques seraient les bienvenues et qui, dans le cas des caféiers, pourraient profiter des connaissances acquises au cours des premiers cycles de sélection.

Des techniques dites "nouvelles" ou "modernes" comme la culture in vitro ou l'haploïdisation, quand elles apportent de véritables nouveautés, ne le font qu'à la première phase de l'amélioration : la création de matériel. Le besoin de techniques nouvelles et modernes ne s'en fait que plus sentir pour la phase de sélection proprement dite. L'amélioration de la qualité des caféiers est tout particulièrement dépendante de cette deuxième étape.

4. Un schéma d'amélioration valable pour d'autres plantes tropicales

Le premier problème de généralité que pose ce schéma est de savoir s'il peut être appliqué à d'autres caféiers et surtout en dehors de la Côte d'Ivoire.

Jusqu'à présent, toutes les introductions de matériel sélectionné dans une région différente ont rarement donné les résultats escomptés. Ceci nous montre l'efficacité de la sélection qui a retenu des arbres particulièrement bien adaptés aux conditions de culture du pays considéré. Le changement de zone géographique ne permet plus à ces arbres sélectionnés d'exprimer leurs potentialités. On peut donc résumer cette conclusion en disant que plus la sélection a été poussée dans un pays donné, plus les chances sont fortes pour que les arbres sélectionnés fournissent dans le pays d'accueil une production médiocre. Une exception est à relever : parmi les clones proposés à la diffusion en Côte d'Ivoire se trouve une sélection malgache. Il existe donc certains arbres qui se caractérisent par leur plasticité, exprimée par la stabilité de leur production dans des milieux différents.

Si notre schéma peut avoir une valeur générale, ce ne peut être qu'au niveau de la méthode proposée et non du matériel obtenu. Il convient d'entreprendre une sélection appropriée à chaque pays. A notre connaissance, le matériel provenant des populations sylvestres de Côte d'Ivoire n'a pas été transféré dans d'autres pays. On ne peut donc actuellement vérifier la généralité du schéma proposé en estimant la valeur d'hybrides intergroupes qui existeraient déjà dans les autres pays. Ce nouveau matériel est encore à créer. Les collections déjà

Bibliographie

établies en Côte d'Ivoire pourraient y pourvoir facilement.

La généralité du schéma proposé peut être testée en évoquant, pour d'autres plantes, les situations rencontrées et les méthodes adoptées. Examinons d'abord le cas du palmier à huile (Elaeis guineensis). Cette plante est sélectionnée en Côte d'Ivoire selon un schéma de sélection réciproque, récurrente (Meunier et Gascon 1972). Ce schéma permet de profiter de la complémentarité de deux groupes, définis au début du programme de sélection sur des critères morphologiques. Une étude récente du polymorphisme enzymatique de cette espèce (Ghesquière 1983) a montré qu'il existait bien une structure génétique en deux groupes chez cette espèce, et que ces groupes étaient à peu près superposables aux pools définis pour l'amélioration. Ainsi le palmier à huile, originaire de la forêt africaine comme les caféiers, et avec une aire de répartition comparable, a-t-il dû subir les mêmes contraintes paléoclimatiques qui seraient à l'origine d'une même structure génétique en deux groupes. Pour ces plantes, un schéma d'amélioration exploitant la complémentarité des diverses formes a montré toute son efficacité.

Une autre plante du continent africain nous paraît particulièrement propice à l'application d'un schéma d'amélioration du type de celui proposé pour les caféiers. Ce sont les colatiers, Cola sp., qui ont une aire de répartition qui recouvre celle de la forêt en Afrique. Leur systématique est connue (Bodard 1962) mais ils n'ont fait l'objet que de recherches génétiques très limitées pour leur amélioration. Comme les caféiers, les colatiers forment un complexe multispécifique avec des zones de diversité localisées, correspondant aux centres mis en évidence pour la flore forestière dans son ensemble. Tentons alors une prédiction ou tout au moins une suggestion de recherches : les formes ouest-africaines et centrafricaines devraient correspondre à deux groupes suffisamment différenciés génétiquement pour que les hybrides entre ces deux formes révèlent une productivité intéressante.

Nous pouvons envisager maintenant le cas des plantes tropicales originaires du continent américain. Chez le cacaoyer, Theobroma

cacao, on a reconnu depuis longtemps l'existence de groupes à partir de critères morphologiques. Un schéma d'amélioration basé sur cette structure génétique a été employé à Trinidad. Les "Trinitario" produits dans ce pays, proviennent de l'hybridation entre les groupes "Criollo" et "Forastero". Ce schéma de sélection a été repris avec quelques variantes par les différentes stations d'amélioration du cacaoyer. Il est dommage que la variabilité des cacaoyers sylvestres soit encore si mal connue, car à partir de cette connaissance et de l'approfondissement des données floristiques du continent sud américain, il serait peut-être possible de proposer une histoire des cacaoyers, en liaison avec leur structure génétique et expliquant celle-ci.

Des recherches sur la diversité floristique et le paléoenvironnement de ce continent, comme cela est le cas pour l'Afrique, devraient amener à une délimitation plus précise des zones de diversité génétique sur ce continent. Elles permettraient de prévoir ou de justifier l'existence de groupes à l'intérieur des espèces, et donc de décider de schémas d'amélioration appropriés. Des plantes, comme l'Hévéa par exemple, devraient bénéficier de ce type de recherches.

Il reste maintenant à mettre à l'épreuve des faits les schémas d'amélioration proposés, qui, s'ils s'appuient sur des résultats faciles à mettre en évidence, n'en demeurent pas moins riches de promesses.

D. CONTROLE VARIETAL

Nous nous proposons dans ce paragraphe de voir comment les techniques mises au point et utilisées dans ce travail pour décrire le polymorphisme pourraient être reprises dans un but très différent, c'est-à-dire la recherche des identités ou des différences entre génotypes.

En effet, le contrôle variétal a pour tâche première de vérifier qu'une nouvelle variété est bien une nouvelle création et

donc n'est identique à aucune autre déjà connue. Cette vérification permet ainsi de ne diffuser que du matériel véritablement nouveau.

Il peut arriver que des erreurs se glissent dans les collections et les essais, à chaque fois qu'une nouvelle multiplication du matériel est effectuée. Les erreurs que nous avons pu observer en collection proviennent du fait que des clones (des génotypes) différents portent la même identification. L'erreur inverse existe aussi : des clones identiques (un même génotype) apparaissent sous plusieurs identifications.

A partir de critères morphologiques accessibles à l'observation courante, il est possible d'écarter les erreurs les plus grossières, surtout celles du premier type. Il reste alors à se pencher sur le problème des erreurs engendrant des différences beaucoup plus discrètes et sur les problèmes d'identité entre clones portant des identifications différentes.

Dans nos études, nous avons eu l'occasion d'utiliser des caractères quantitatifs. Ceux-ci restent toujours entachés de l'imprécision de leur mesure et de la variation introduite par les conditions de culture. Ils se prêtent mal à la distinction des génotypes. Toutefois, nous pensons qu'ils peuvent permettre une première approche. Dans cette série de caractères, nous pensons à deux en particulier : la teneur en caféine et la production. La granulométrie pourrait aussi jouer un rôle.

D'après les caractéristiques des clones proposés à la diffusion en Côte d'Ivoire, publiées par Capot (1977), nous voyons que deux clones, IFA02 et IF461, ont des productions (3247 et 3352 kg/ha), des teneurs en caféine (3,47 et 3,33% M.S.), et des granulométries (11,8 et 11,7g/100 graines) très semblables. Quelle est leur similitude réelle ? En reprenant les résultats d'un essai où figuraient ces deux clones, nous avons constaté, en outre, que la similitude de la production moyenne s'accompagnait d'une similitude des productions annuelles. Toutefois, ces techniques, que nous pourrions appeler "classiques", nous laissent dans une situation où il est très

difficile de trancher : ces clones sont-ils génétiquement différents ou ont-ils seulement un comportement identique ?

La réponse consiste alors à faire appel aux techniques qualitatives que nous avons développées pour l'analyse du polymorphisme, c'est-à-dire la révélation des marqueurs enzymatiques et l'étude des allèles S du système d'incompatibilité. Ces techniques s'appuient sur des caractéristiques peu sensibles au milieu environnant. Elles permettent, non seulement de reconnaître que deux arbres, deux génotypes, sont différents, mais aussi, s'ils sont identiques, de dire qu'ils le sont avec une probabilité P, calculée sur la base des fréquences des différents marqueurs dans l'espèce considérée.

D'après leur composition allélique, la probabilité que les clones IFOA2 et IF461 aient un même génotype par tirage au hasard dans la collection I.R.C.C., d'où ils proviennent, est de $P = 0,25 \times 10^{-6}$. La probabilité que ces deux clones soient identiques par suite d'un double étiquetage d'un même génotype est le complément à 1 de la possibilité précédente. Elle est donc très forte. Toutefois, s'agissant de deux arbres ayant été retenus après une longue sélection, on ne peut exclure le fait que ce génotype enzymatique corresponde à une formule favorisée par la sélection sur la productivité. Il est donc nécessaire d'attendre les résultats des tests d'incompatibilité entre ces deux arbres pour décider de la réponse à donner à la question que nous nous posons.

Nous avons surtout abordé le contrôle des clones à diffuser. Nous pouvons attirer l'attention sur le fait que l'étude des marqueurs enzymatiques se révèle particulièrement apte à évaluer la composition des variétés, qui seraient proposées à la diffusion sous forme de graines hybrides provenant de champs semenciers. Nous en avons déjà parlé, mais rappelons seulement, ici, que si les formules choisies sont du type hybrides intergroupes, il serait aisé de vérifier que les graines distribuées ont bien un génotype hybride. En choisissant un des locus pour lesquels les groupes ne présentent aucune variation interne, IDC par exemple, il serait possible, par la révélation d'un seul enzyme, d'évaluer la proportion de graines

hybrides dans la production du champ semencier testé.

En conclusion, nous pouvons dire que le contrôle variétal dispose, dès à présent, de méthodes d'analyses fonctionnelles. S'il devait être institué, des recherches complémentaires gagneraient à être entreprises pour améliorer son efficacité et surtout élargir son champ d'action. Alors que nous avons une bonne connaissance des marqueurs enzymatiques de l'espèce C. canephora, nos informations sur les autres espèces sont encore très partielles. Cette connaissance est pourtant nécessaire si on veut pouvoir tester les hybrides interspécifiques.

E. STRATEGIES DE COLLECTE ET DE CONSERVATION DES RESSOURCES GENETIQUES

Dans ce paragraphe, il s'agit de regrouper les informations et les résultats recueillis au cours de ce travail, pour définir une stratégie de collecte des caféiers sauvages et de conservation de ceux-ci, dans une perspective de maintien de leur diversité génétique la plus large possible. Cette conservation est rendue d'autant plus nécessaire qu'on assiste à une réduction massive, rapide et irréversible, des zones forestières, conservatoire naturel des caféiers.

1. Collecte du matériel végétal

Les collectes de matériel végétal entreprises par l'O.R.S.T.O.M., que nous avons rappelées en première partie (tableau 1-1), sont à la base du travail présenté. Il permet maintenant de proposer des pistes pour la continuation de ces recherches.

a. Dans les zones de diversité maximale

Dans le deuxième chapitre de la discussion, nous avons vu que pour les caféiers, autant que pour la flore en général, une zone de diversité maximale existe dans la région Cameroun-Gabon, et qu'elle est encore mal explorée. C'est dans cette zone que de nombreuses espèces différentes pourront être recueillies, avec pour chaque espèce une diversité importante (tableau 3-7). Il s'agit de C. brevipes et C.

staudtii, de C. humilis, mais aussi des C. sp., espèces encore mal connues. Dans cette région la probabilité de découvrir de nouvelles espèces est forte.

Une autre zone de diversité des caféiers, mal connue, est la région de la frontière Mozambique-Zimbabwe. Dans celle-ci, la présence de plusieurs espèces : C. racemosa, C. salvatrix, C. ligustroides (+ C. mufindiensis) a été notée, mais très peu de leurs représentants sont déjà en collection.

b. Dans quelques zones particulières

Il s'agit surtout des régions limites de l'aire de répartition des caféiers, dans la zone de contact entre forêts et savanes.

Les espèces C. canephora et C. liberica ont, toutes deux, des populations présentes dans ces régions. Nous notons, en outre, que l'origine du "Robusta" se situe à Lusambo (Zaïre), dans une région de savane, que C. excelsa (ou C. liberica) de Chevalier provient de la région de Ndélé (R.C.A.) en savane, et que les "Kouilou" de Côte d'Ivoire mis en culture viennent aussi de la savane (Touba, Béoumi). On peut donc se poser la question de savoir si ces formes, à tendances héliophile et xérophile, recueillies dans les galeries forestières, en savane, ne sont pas mieux "prédisposées" à la mise en culture que les formes typiquement ombrophiles comme les C. liberica de Côte d'Ivoire ou les C. canephora de Centrafrique.

Cette constatation pourrait être une base de réflexion pour le choix des populations à collecter.

c. Dans l'espèce C. canephora

Cette espèce étant maintenant beaucoup mieux connue que les autres, les problèmes mieux précisés, il est bien difficile de déterminer des priorités dans les proportions. Toutes les collectes de matériel, dans des zones très différentes, sont susceptibles d'apporter des éclairages nouveaux sur des questions encore en attente

de réponse. Relevons quelques unes de celles-ci :

- Les C. canephora de Guinée sont-ils génétiquement proches des C. canephora de Côte d'Ivoire ?
- Les populations aux limites de la répartition de la forêt dans l'est du Zaïre et sud Soudan, sont-elles peu diversifiées et proches des Robusta comme le propose notre modèle (fig. 4-3) ?
- Les populations de la facade atlantique de l'Afrique centrale conservent-elles une grande diversité et sont-elles à la charnière entre les groupes guinéen et congolais ?

Ces questions sont autant de raisons de collecter de nouvelles populations de caféiers de cette espèce. Des prospections de populations sylvestres C. canephora viennent d'être proposées. Le temps est aussi venu d'une nouvelle prospection des plantations de caféiers. Cette démarche a été à la base des premiers travaux de sélection en Côte d'Ivoire et à Madagascar entre 1955 et 1965. La création de nouveaux matériels en station l'a fait abandonner. En Côte d'Ivoire, où nous avons montré l'existence et la confrontation de deux formes très différentes de C. canephora, il nous paraît intéressant de la reprendre. Grâce à l'emploi des marqueurs déjà décrits, il serait possible de caractériser au mieux la composition réelle des plantations actuelles. Le repérage des arbres hors du commun et leur analyse permettrait de vérifier l'intérêt des combinaisons hybrides telles que nous les proposons. Un examen approfondi de la région du sud-est de la Côte d'Ivoire, région de provenance des Robusta Ebobo, conduirait à mieux appréhender la répartition de cette forme dans cette région et apporterait, peut-être, des renseignements quant à son origine. On devrait récupérer, par ces prospections, de nouvelles combinaisons génétiques, qui, si elles existent encore en plantation, ne sont pas reproductibles à partir de l'exploitation des populations sylvestres, celles-ci ayant déjà disparu ou étant en cours de disparition dans de nombreuses régions.

d. Problèmes d'échantillonnage

Quelle stratégie permettrait de recueillir le maximum de

diversité sur une aire déterminée ? Pour un même nombre total d'individus collectés dans une région, faut-il privilégier le nombre d'individus par populations, ou le nombre de populations ?

Une première limitation à l'éventail des réponses est fournie par le fait que les populations sont souvent d'effectif réduit et que, dans certains cas, l'échantillonnage se résume au prélèvement de tous les arbres de la population.

Nous avons remarqué la répartition limitée à quelques populations de certaines allèles isozymiques, avec des fréquences importantes dans ces populations, de 4% pour PGM2:0 à 28% pour PGI:E dans l'ouest de la Côte d'Ivoire (fig. 2-3B). Ce qui est vrai pour les allèles isozymiques se retrouve aussi avec le caractère de résistance à la rouille. Presque tous les individus de la population C. canephora Ira2 sont résistants, alors que dans la population Ira1 ou Bafingdala, à quelques kilomètres, très peu d'arbres sont résistants et les autres sont très sensibles. Ce type de distribution génique oblige à proposer la collecte de nombreuses populations.

Peut-on déterminer le nombre d'arbres à prélever dans une population d'effectif élevé ? Le tableau 1-5 présenté dans la première partie nous apprend que :

- pour avoir 99 chances sur 100 de recueillir un allèle de fréquence allélique 0,01 dans la population, il faut prélever $458/2 = 229$ individus.

- pour avoir 95 chances sur 100 de recueillir un allèle de fréquence allélique 0,05, seulement $58,4/2$, soit 30 individus environ, sont nécessaires.

Le nombre d'arbres à prélever dans une population est donc plus déterminé par les seuils de probabilité choisis par le prospecteur que par un calcul à partir des fréquences alléliques dans la population en cours de collecte. Un échantillon de 30 à 60 individus nous paraît réaliser un bon compromis.

Ce côté théorique pourrait être développé à partir de l'analyse des populations de C. humilis déjà prospectées. Pour cette espèce, en Côte d'Ivoire, la collecte du matériel a été très détaillée avec des points de prélèvement espacés de 30 à 50km, chaque point correspondant à plusieurs populations voisines (de 2 à 5 km).

2. Conservation de la diversité génétique

a. Méthodes utilisées

Chez les caféiers, malgré les méthodes récemment mises au point, il n'est pas possible d'envisager de conservation à long terme par graines ou pollen. En effet, graines et pollens ne conservent leur pouvoir germinatif qu'un an environ (Couturon 1980, Walyaro et Van der Vossen 1977).

La méthode de conservation adoptée chez les caféiers est la mise en place de collections d'arbres sous forêt aménagée, pour tamponner les effets du milieu. Ces collections assurent une conservation à moyen terme, puisqu'on peut penser que la durée de vie d'un individu dans ces collections est de l'ordre de cinquante ans. Le taux de renouvellement de ces collections sera lent, limitant ainsi les risques d'erreurs et de pertes, inévitablement liés à chaque renouvellement de la collection.

La pérennité de ces collections ne pourra être assurée que par une duplication dans un lieu différent car, dans les conditions actuelles, les risques d'incendie pendant les périodes sèches et les risques climatiques (cyclones...) sont des risques majeurs, qui menacent sérieusement les collections. Le nombre de caféiers à conserver et la surface nécessaire par caféier (de 3 à 10m²) font que l'entretien et le maintien de celles-ci représentent une charge financière considérable.

b. Perspectives nouvelles

● Culture in vitro

Il est tentant de proposer de mettre toutes les collections "en éprouvette". Pour que cela soit réalisable, il faudra attendre que la technique de multiplication in vitro soit adaptée aux exigences de la conservation des ressources génétiques, c'est-à-dire qu'elle permette la multiplication et la conservation de tous les génotypes et, si possible, une croissance ralentie. Ensuite, les études sur la stabilité génétique du matériel végétal maintenu dans ces conditions devront apporter la preuve du bien fondé de cette technique pour la conservation à long terme.

Un autre élément rarement évoqué est celui des risques techniques liés à la conservation à long terme. Une panne mécanique, une défection de fourniture d'électricité, ne doivent pas mettre en péril la conservation de ce matériel. On ne peut donc envisager la conservation à long terme par cette technique que si le matériel est au moins "tripliqué" en des lieux différents, ce qui élève considérablement le coût de ce type de conservation.

● Conservation "in situ"

L'intérêt de ce mode de conservation, dans des réserves forestières, réside dans le nombre élevé de caféiers qui pourraient ainsi être maintenus. Toutefois, il présente des contraintes particulières.

Actuellement, les zones possibles pour des réserves forestières sont très limitées en nombre et en surface. Elles sont menacées de réduction et de destruction. Un autre fait bien acquis est la discontinuité des zones forestières qui contraste, dans la région de l'Afrique occidentale et centrale, avec la continuité des massifs forestiers, qui a dû être la règle au cours des derniers millénaires de l'évolution des caféiers. Dans un système de conservation in situ, les caféiers seront conduits à évoluer en isolats alors que nous avons montré que les migrations entre populations étaient un phénomène important chez les populations de caféiers.

Vu l'importance des surfaces cultivées avec l'espèce C. canephora, dans la région forestière, il y a maintenant peu de chances que les populations sylvestres réussissent à se maintenir sans échanges avec les formes cultivées voisines. Comme nous l'avons vu, dans l'Afrique de l'ouest principalement, des populations "métisses" sont en train de se créer. Cette constitution génétique nouvelle pourrait être le point de départ d'une évolution nouvelle, difficilement prévisible avec nos connaissances actuelles.

La conservation in situ, si elle permet la conservation des populations de caféiers, n'assure pas le maintien des conditions qui ont prévalu pour leur évolution jusqu'à présent. Elle privilégie des modes nouveaux d'évolution pour les populations de caféiers. Par ailleurs, ce mode de conservation n'est concevable que s'il s'agit d'une action intégrée, car c'est la flore forestière dans son ensemble, et non pas uniquement les caféiers, qui doit être protégée. Des inventaires des différents groupes végétaux sont encore nécessaires avant de déterminer les quelques zones encore disponibles pour remplir ce rôle de conservation.

3. Evaluation

La démarche suivie tout au long de nos recherches, à savoir collecte des caféiers, puis observations en collection et in situ, nous paraît être une bonne illustration de la première évaluation qu'il est possible de faire sur ces ressources génétiques. Cette évaluation conduit à proposer une deuxième "vague" de prospections, privilégiant des zones particulières en fonction d'objectifs préalablement définis : diversité maximale, caractéristiques particulières, etc...; elle apporte aussi une connaissance génétique du matériel qui trouve son application directe au niveau du schéma d'amélioration. Cette évaluation a souvent nécessité des collections différentes de celles dédiées à la conservation simple, ce qui multiplie d'autant les exigences en surface de terrain disponible. Evaluation et conservation du matériel végétal en collection nous apparaissent comme indissociables et nécessaires pour aboutir à une utilisation future de ce matériel.

F. CONCLUSION

Après l'histoire de la mise en culture des caféiers, nous avons pu évoquer la rapidité de la diffusion de la culture des caféiers, à deux époques différentes, avec des espèces différentes.

Ces informations montrent la faible diversité génétique des formes en culture et donc les possibilités d'amélioration génétique réduites de telles formes. Elles amènent à plaider une nouvelle fois pour une prospection très diversifiée des caféiers. Ce que nous avons moins souligné, ce sont les multiples tentatives de mise en culture d'espèces très variées pour arriver à la situation actuelle avec seulement deux espèces cultivées. On peut voir là un exemple de ce qui a pu se passer pour d'autres plantes dans d'autres milieux : à partir d'un choix large, les impératifs économiques et les modes diverses ont amené à l'utilisation d'un nombre réduit d'espèces végétales.

L'histoire de la sélection des caféiers ou tout au moins de quelques espèces, en Côte d'Ivoire principalement, nous a permis d'examiner les étapes suivies pour l'amélioration des caféiers. A partir des résultats obtenus et de l'analyse des populations sauvages, une relecture des résultats est possible. Cette nouvelle interprétation des résultats : deux groupes existent à l'intérieur de l'espèce C. canephora, un effet d'hétérosis s'exprime chez les hybrides intergroupes, permet de proposer un schéma simple pour l'amélioration de cette espèce. Des individus intéressants devraient être obtenus par croisements entre géniteurs pris dans les deux groupes définis : guinéen et congolais.

La recherche d'une explication de la structure génétique des caféiers nous a conduit à nous intéresser à la diversité de la flore forestière dans son ensemble, et à mettre en évidence l'importance particulière des modifications paléoclimatiques sur cette structuration. Des espèces vivant dans les mêmes zones géographiques ont subi des contraintes comparables, entraînant ainsi des structures

génétiques proches. Chez certaines espèces, cela se traduit par l'existence de groupes due à une séparation ancienne. La mise en contact de ces groupes rend possible de nouvelles combinaisons génétiques, souvent profitables au sélectionneur.

Une meilleure connaissance des populations sylvestres, de leur diversité génétique et de leur histoire, nous conduit à proposer des prospections dans des régions jusqu'à présent négligées, comme la bordure atlantique de l' Afrique centrale, par exemple.

Nous pensons que cette recherche dépasse le cadre de l'amélioration des caféiers et qu'elle pourrait apporter des éléments de réflexion pour la conception de schémas d'amélioration chez d'autres plantes tropicales.

CONCLUSION GENERALE

Nous rappellerons ici les principaux résultats obtenus et les interprétations qui ont été proposées.

Les premiers résultats portent sur l'utilisation des techniques d'exploration de la diversité génétique des caféiers. Nous avons montré que l'étude des marqueurs enzymatiques est un outil puissant pour l'analyse des populations sylvestres de caféiers et des espèces dans leur ensemble. L'étude des allèles d'incompatibilité permet une approche complémentaire de cette diversité.

Des résultats de l'observation des caféiers avec ces techniques, nous retiendrons :

- La communauté pollinique d'une population de caféiers est constituée d'un grand nombre de ceux-ci. En outre, les pollens contribuant aux fécondations à l'intérieur d'une population proviennent, pour une part importante, des populations voisines. Les distances de migration du pollen sont supérieures à un kilomètre. Un facteur important de régulation de ces échanges génétiques est la position relative des arbres dans la population.

- Chez C. canephora, à partir de l'analyse des populations prises sur toute l'aire de l'espèce, une structure en deux groupes est mise en évidence, qui distingue les formes "guinéenne" et "congolaise". Cette structure, découverte par l'analyse des marqueurs

enzymatiques, est confirmée par l'observation de la forme des arbres, la teneur en caféine ou la résistance à la rouille. L'intérêt et la mise en valeur de la découverte de cette structure en deux groupes provient de l'application pratique qui en découle. En effet, nous avons montré que la plupart des combinaisons retenues par la sélection jusqu'à présent, correspondent à des "hybrides intergroupes". La recherche d'une interprétation à cette structure en deux groupes fait partie de notre discussion.

- Une variation génétique discontinue a été retrouvée chez d'autres espèces. Pour C. liberica et C. humilis, la coupure se situe aussi entre les formes "guinéenne" et "congolaise". Pour C. stenophylla, la séparation se fait au centre de la Côte d'Ivoire. Dans le cas de C. zanguebariae, les deux formes sont sympatriques.

- La diversité des espèces se traduit par des aires de répartition très différentes, tant par leur localisation : présence dans l'est ou l'ouest de l'Afrique, que par leur étendue : un sommet de montagne pour C. fadenii, le massif forestier guinéo-congolais pour C. canephora et C. liberica. La distribution des espèces est inégale. La région Cameroun-Congo abrite huit espèces ou taxons, alors que seulement quatre sont présents dans le massif forestier de l'Afrique de l'ouest.

A partir de ces faits, les interprétations proposées sont les suivantes :

- Les différences de structures génétiques et les différences dans la répartition des espèces de caféiers peuvent s'expliquer en partant par les caractéristiques de ces espèces : capacité reproductive, capacité de dispersion. Une espèce à forte fécondité comme C. stenophylla a une variabilité intrapopulation faible, une capacité de dispersion importante et elle se trouve dans tout le massif forestier guinéen. La très faible fécondité de C. humilis

implique la participation de nombreux individus aux générations successives, ce qui peut expliquer le maintien d'une grande variabilité intrapopulation. La faible fécondité de cette espèce serait à l'origine de sa répartition très limitée.

- Ayant constaté que les grands traits de l'organisation de la diversité de la flore forestière africaine dans son ensemble se retrouvent chez les caféiers, un facteur structurant commun a été recherché. L'histoire de la flore, déterminée pour une large part par le paléo-environnement pourrait être ce facteur. En effet la période Tertiaire a vu diminuer l'importance de la couverture forestière sur le continent africain. Pendant la période Quaternaire, les nombreuses fluctuations climatiques ont contribué à modifier la répartition des forêts, et leur extension a plusieurs fois diminué. Ces différentes variations ont eu des conséquences directes sur la répartition des espèces et leur structure génétique. Cet ensemble de données conduit à proposer une histoire des caféiers et un regroupement des espèces du genre Coffea s. s. en trois sections : Erythrocoffea, Mozambicoffea et Mascarocoffea.

- L'interprétation plus pratique de nos résultats est fournie par le schéma d'amélioration que nous proposons. Ce schéma est établi à partir de la structure génétique découverte dans cette espèce et de l'analyse du cycle de sélection déjà réalisé en Côte d'Ivoire pour l'espèce C. canephora. Il se présente d'une manière très simple. Des formes à productivité élevée proviennent de la réunion dans leur génome des caractères issus des deux groupes "guinéen" et "congolais". La création de nouveau matériel doit donc être basée sur l'amélioration des groupes "guinéen" et "congolais" en tant que réservoirs de géniteurs et les tests d'aptitude à la combinaison entre ces groupes. La sélection se fera parmi les "hybrides intergroupes" obtenus par croisement entre des représentants choisis dans ces deux groupes. Ce schéma d'amélioration pourrait avoir une valeur plus générale et s'appliquer à d'autres plantes tropicales, des mêmes régions, ayant eu une histoire comparable : Palmier à huile et Colatier, par exemple.

Les résultats que nous avons obtenus proviennent au moins autant du choix du matériel analysé que des techniques d'analyse retenues. La connaissance d'une espèce sera d'autant plus précise que l'on disposera d'une meilleure représentation de sa diversité. Pour cela, la prospection des populations sauvages sur l'ensemble de l'aire de répartition nous apparaît comme indispensable. Cette prospection serait inutile sans l'existence de "conservatoires" privilégiés de cette diversité. La mise sur pied d'un centre de ressources génétiques pour les caféiers, comme cela a déjà été initié en Côte d'Ivoire, trouve ainsi toute sa justification.

Les connaissances acquises sur le complexe multispécifique des caféiers permettent de présenter ces caféiers comme modèles, non seulement pour l'amélioration d'autres plantes, mais aussi pour aborder des études plus difficiles à conduire, comme celles des populations de grands arbres des forêts tropicales.

- ANTHONY, F., COUTURON, E., DENAMUR, C., 1983. - Les caféiers sauvages du Cameroun. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié 12p.
- AUBREVILLE, A., 1949. - Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Paris. Soc. Ed. géographiques, maritimes et coloniales, 98p.
- AUBREVILLE, A., 1959. - Etude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne. C.R. Soc. Biogéo., 314-316, 43-57.
- BERTHAUD, J., 1980. - L'incompatibilité chez Coffea canephora : méthode de test et déterminisme génétique. Café Cacao Thé, 24, 267-274.
- BERTHAUD, J., 1981. - Etude de quelques populations sylvestres de caféiers en Côte d'Ivoire. Document O.R.S.T.O.M., 37p.
- BERTHAUD, J., 1983a. - Liste du matériel provenant des prospections de Côte d'Ivoire. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié 17p.
- BERTHAUD, J., 1983b. - Etude de la diversité génétique des caféiers. Propositions pour une stratégie d'amélioration "raisonnée" des C. canephora. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié, 10p.
- BERTHAUD, J., 1984. - Les caféiers. in : J. PERNES ed. : Manuel de gestion des ressources génétiques des plantes. A.C.C.T. (sous presse).
- BERTHAUD, J., BERTHOU, F., 1977. - Analyse de la variabilité dans les populations naturelles de caféiers diploïdes (Coffea sp.) : observations sur les teneurs en caféine et sur le polymorphisme enzymatique. 8e colloque A.S.I.C., Abidjan, 385-391.
- BERTHAUD, J., GUILLAUMET, J.-L., LE PIERRES, D., LOURD, M., 1977. - Les prospections des caféiers sauvages et leur mise en collection. 8e colloque A.S.I.C., Abidjan, 365-372.
- BERTHAUD, J., GUILLAUMET, J.-L., 1978. - Les caféiers sauvages en Centrafrique. Café Cacao Thé. 22, 171-186.
- BERTHAUD, J., CHARRIER, A., 1979. - Inventaire des ressources génétiques du genre Coffea en Afrique de l'Est. Contrat F.A.O. - O.R.S.T.O.M.. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié, 24p.
- BERTHAUD, J., GUILLAUMET, J.-L., LE PIERRES, D., LOURD, M., 1980. - Les caféiers sauvages du Kenya : prospection et mise en culture. Café Cacao Thé. 24, 101-112.
- BERTHAUD, J., LOURD, M., 1982. - La résistance à Hemileia vastatrix des caféiers de l'espèce Coffea canephora de la Côte d'Ivoire. Etude de la transmission de ce caractère par croisements contrôlés. Lisbonne, Garcia de Orta. Serie Estudos Agronomicas, vol. 9 (1-2), 89-96.
- BERTHAUD, J., ANTHONY, F., LOURD, M., 1983. - Les caféiers sauvages de Tanzanie. Résultats d'une mission de prospection effectuée du 5 mars au 11 avril 1982. Café Cacao Thé, 27, 245-258.
- BERTHAUD, J., ANTHONY, F., LE PIERRES, D., 1984. - Les caféiers de la Nana. Résultats des observations en collection. Café Cacao Thé, 28, 3-12.

BERTHOU, F., 1975. - Méthode d'obtention de polyploïdes dans le genre Coffea par traitements localisés de bourgeons à la colchicine. Café Cacao Thé, 19, 197-202.

BERTHOU, F., TROUSLOT, P., 1977. - L'analyse du polymorphisme enzymatique dans le genre Coffea : adaptation d'une méthode d'électrophorèse en série : premiers résultats. 8e Colloque Scientifique International sur le Café, Abidjan. A.S.I.C. (Paris), 373-384.

BERTHOU, F., TROUSLOT, P., HAMON, S., VEDEL, F., QUETIER, F., 1980. - Analyse en électrophorèse du polymorphisme biochimique des caféiers : variation enzymatique dans dix-huit populations sauvages : C. canephora, C. eugenioides et C. arabica. Café Cacao Thé, 24, 313-326.

BERTHOU, F., MATHIEU, C., VEDEL, F., 1983. - Chloroplast and mitochondrial DNA variation as indicator of phylogenetic relationships in the genus Coffea L. Theor. Appl. Genet., 65, 77-84.

BERTRAND, G., 1902. - Recherche et dosage de la caféine dans plusieurs espèces de café. Bull. Sc. Pharm. (Paris), 3, 283-285.

BILAN des travaux réalisés en 1983 sur les haploïdes de C. canephora à Man. O.R.S.T.O.M. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié. 8p.

BODARD, M., 1962. - Contribution à l'étude systématique du genre Cola en Afrique occidentale. Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar, t7, 7-187.

BORGET, M., DROUILLON, R., 1954. - Le caféier de la Nana, sa place systématique et sa culture particulière. Agronomie tropicale, vol.IX, n°2, p.183-196.

BONNEFILLE, R., 1976. - Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo basin between 2,5 and 2 millions years ago. in : Y. Coppens, F.C. Howell, G. Ll. Isaac & R.E.F. Leakey eds., Earliest man and environments in the lake Rudolf Basin, Chicago. University of Chicago press, 421-431.

BOUHARMONT, J., 1959. - Recherche sur les affinités chromosomiques dans le genre Coffea. Publication I.N.E.A.C., Série Scientifique, 77, 94p.

BOUHARMONT, J., 1963. - Somatic chromosomes of some Coffea species. Euphytica, 12, 254-257.

BOWDEN, J., GREGORY, P.H., JOHNSON, C.G., 1971. - Possible wind transport of Coffee leaf rust across the Atlantic Ocean. Nature, 22, 500-501.

BRIDSON, D., 1982. - Studies in Coffea and Psilanthus (Rubiaceae sub fam. Cinchonoideae) for part 2 of the "Flora of Tropical East Africa : Rubiaceae". Kew Bulletin (Royal Botanic Garden), 36, 817-859.

BRIDSON, D., 1983. - The identities of Plectronia rhamnifolia Chiov. and P. sennii Chiov. (Rubiaceae). Kew Bulletin, 38, 320.

BROWN, A.H.D., 1978. - Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. Theor. Appl. Genet., 52, 145-157.

CADENA, G.G., BURITICA, P.C., 1980. - Expresion de resistencia horizontal a la roya (Hemileia vastatrix Berk et Br.) en Coffea canephora, variedad conilon. Cenicafé, 31, 3-27.

- CAMPBELL, J.M., LAWRENCE, M.J., 1981. - The population genetics of the self-incompatibility in Papaver rhoeas. 1. The number and distribution of S-alleles in families from three localities. Heredity, 46, 69-79.
- CAPOT, J., 1962. - Le caféier Robusta dans la cuvette centrale congolaise. Bull. Inf. I.N.E.A.C., XI, 1-3, 33-40.
- CAPOT, J., 1964. - La pollinisation artificielle des caféiers allogames et son rôle dans leur amélioration. Café Cacao Thé, 8, 75-88.
- CAPOT, J., 1968. - La production de boutures de clones sélectionnés de caféiers Canephora. Café Cacao Thé, 10, 114-126.
- CAPOT, J., 1977. - L'amélioration du caféier Robusta en Côte d'Ivoire. Café Cacao Thé, 21, 233-244.
- CARVALHO, A., MONACO, L.C., 1968. - Relaciones geneticas de especies seleccionadas de Coffea. Cafe, 4, 3-19.
- CARVALHO, A., FERWERDA, F.P., FRAHM-LELIVELD, J.A., MEDINA, D.M., MENDES, A.J.T., MONACO, L.C., 1969. - Coffee (Coffea arabica L. and C. canephora Pierre ex Froehner). In : F.P. Ferwerda, F. Wit (eds.). Outlines of perennial crop breeding in the tropics. Veenman & Zonen Wageningen, 189-241.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., BODMER, W.F., 1971. - The genetics of human populations. W.H. Freeman, San Francisco.
- CHARRIER, A., 1971. - Etude de la pollinisation des caféiers cultivés par marquage du pollen au Phosphore (^{32}P) et au Soufre (^{35}S) radioactifs. Café Cacao Thé, 15, 181-190.
- CHARRIER, A., 1972. - L'intercompatibilité des clones de caféiers cultivés sur la côte est malgache. Café Cacao Thé, 16, 111-122.
- CHARRIER, A., 1975. - Contribution à l'étude génétique des Mascarocoffea. Septième Colloque Scientifique sur le Café, Hambourg, 483-495.
- CHARRIER, A., 1978. - La structure génétique des caféiers spontanés de la région malgache (Mascarocoffea). Leurs relations avec les caféiers d'origine africaine. (Eucoffea). Mémoires O.R.S.T.O.M. (Paris), n°87, 223p.
- CHARRIER, A., 1980. - La conservation des ressources génétiques du genre Coffea. Café Cacao Thé, 24, 249-257.
- CHARRIER, A., 1982. - L'amélioration génétique des cafés. La Recherche, 13, (136), 1006-1016.
- CHARRIER, A., BERTHAUD, J., 1975. - Variation de la teneur en caféine dans le genre Coffea. Café Cacao Thé, 19, 251-264.
- CHARRIER, A., BERTHAUD, J., 1984 - Advances in Botany and Biology of Coffee. in Clifford (ed.) : "Coffee : botany, biochemistry and production of beans and beverage. Crown Helm, (sous presse).
- CHEVALIER, A., 1905. - Les caféiers sauvages de la Guinée française. C.R. Acad. Sc., 140, 1472-1475.

CHEVALIER, A., 1929. - Les caféiers du globe. I. Généralités sur les caféiers. Encyclopédie biologique 5. Paul Lechevalier, Paris, 196p.

CHEVALIER, A., 1938. - Essai d'un groupement systématique des caféiers sauvages de Madagascar et des îles Mascareignes. Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture tropicale, 18, 825-843.

CHEVALIER, A., 1939. - Sur quelques caféiers et faux caféiers de l'Angola et du Mayombe portugais. Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture tropicale, 19, 396-407.

CHEVALIER, A., 1942. - Les caféiers du globe. II. Iconographie des caféiers sauvages et cultivés et des Rubiacées prises pour des caféiers. Encyclopédie biologique. Paul Lechevalier, Paris, 36p., 158pl.

CHEVALIER, A., 1947. - Les caféiers du globe. III. Systématique des caféiers et faux caféiers. Maladies et insectes nuisibles. Encyclopédie biologique, 28, Fas. III, Paul Lechevalier, Paris, 356p.

CHIARAPPA, L., PINTO, M.M., 1975. The effect of meteorological and climatological factors on Coffee rust spread and occurrence. 7e colloque A.S.I.C., Hambourg, 409-412.

CHINNAPPA, C.C., WARNER, B.G., 1981. - Pollen morphology in the genus Coffea (Rubiaceae) and its taxonomic significance. Botanical Journal of the Linnean Society, 83, 221-236.

CICCARONE, A., 1940. - Considerazioni sulla presenza e sul comportamento della ruggine dell caffè (H.V. B. et Br.) in alcune regioni del Galla e Sidama. Agri. col. 34, 112-115.

CONAGIN, C.H.T.M., 1961. - Microsporogénèse, incompatibilidad e esterilidad masculina em Coffea congensis. Bragantia, 20, 669-677.

CONAGIN, C.H.T.M., MENDES, A.J.T., 1981. - Pesquisas citologicas e geneticas em tres especies de Coffea. Autoincompatibilidad em Coffea canephora. Bragantia, 20, 787-804.

CORDIER, L., 1961. - Les objectifs de la sélection caféière en Côte d'Ivoire. Café Cacao Thé, 5, 147-159.

COSTE, R., 1955. Les caféiers et les cafés dans le monde. Editions Larose (Paris), tome I, 382p, tome II, vol.1, 372p, vol.2, p.383-894.

COSTE, R., 1968. - Le caféier. G.P. Maisonneuve & Larose (Paris), 310p.

COUURON, E., 1980. - Le maintien de la variabilité des graines de caféiers par le contrôle de leur teneur en eau et de la température de stockage. Café Cacao Thé, 26, 27-32.

COUURON, E., 1982. Obtention d'haploïdes spontanés de Coffea canephora Pierre par l'utilisation du greffage d'embryons. Café Cacao Thé, 26, 155-160.

COUURON, E., BERTHAUD, J., 1979. - Le greffage d'embryons de caféiers : mise au point technique. Café Cacao Thé, 23, n°4, 267-270.

- COUTURON, E., BERTHAUD, J., 1982. - Présentation d'une méthode de récupération d'haploïdes spontanés et d'obtention de plantes diploïdes homozygotes chez C. canephora. 10e colloque international sur le café A.S.I.C. (Salvador, Bahia, Brésil). 385-391.
- COVEY, C., 1984. - L'orbite de la terre et les périodes glaciaires. Pour la Science, 4-1984, 22-31.
- CRAMER, P.J.S., 1957. Review of literature of coffee research in Indonesia. Edited by F.L. Wellman. SIC Editorial Int. American Inst. of Agric. Sciences, Turrialba, Costa Rica, 262p.
- DEMARLY, Y., 1975. - Amélioration du caféier liée aux progrès génétiques. 7e colloque international sur le café, A.S.I.C., Hamburg, juin 1975. 423-435.
- DEVREUX, M., VALLAYES, G., POCHET, P., GILLES, A., 1959. - Recherches sur l'autostérilité du caféier robusta (C. canephora Pierre). Publication I.N.E.A.C. Série Scientifique, 78, 44p.
- DUBLIN, P., 1957. - Recherches sur la floraison et la fructification du caféier de la Nana. Agronomie Tropicale, 12, 173-208.
- DUBLIN, P., 1960. - Biologie florale du C. dewevrei. 3e partie : Floraison, pollinisation, fécondation. Agronomie Tropicale, 15, 189-212.
- DUBLIN, P., 1973. - La polyembryonie chez le genre Coffea. Rapport annuel I.F.C.C. - Côte d'Ivoire, 81-83.
- DUBLIN, P., 1982. - Culture des tissus et amélioration génétique des caféiers cultivés. 10e colloque scientifique international sur le café, Salvador (Bahia, Brésil), 11-14 oct. 1982. A S I C (Paris), 433-459.
- DUBLIN, P., PARVAIS, J.P., 1975a. - Sur la recherche des haploïdes issus de polyembryons chez le C. arabica. 7e colloque A.S.I.C., Hamburg. 505-511.
- DUBLIN, P., PARVAIS, J.P., 1975b. - Note sur les premiers haploïdes spontanés découverts chez le Coffea canephora var. Robusta. Café Cacao Thé, 19, 191-196.
- DUPLESSY, J.C., RUDDIMAN, W.F., 1984. - La fonte des calottes glaciaires. La Recherche, 15, 806-818.
- ELLSTRAND, N.C., LEVIN, D.A., 1980. - Recombination system and population structure in Oenothera. Evolution, 34(5), 923-933.
- EMERSON, S., 1939. - A preliminary survey of the Oenothera organensis population. Genetics, 24, 524-537.
- ESKES, A.B., 1981. - Partial resistance of Coffee to Hemileia vastatrix. Colloque international sur la protection des cultures tropicales. Lyon 8-10 juillet 1981.
- ESKES, A.B., 1983. - Incomplete resistance to coffee leaf rust (Hemileia vastatrix). Thèse doctorat. Landbouwhogeschool, Wageningen, (Pays-Bas), 140p.
- EWENS, W.J., EWENS, P.M., 1966. - The maintenance of alleles by mutation. Monte carlo results for normal and self sterility populations. Heredity, 21, 371-378.

- FAEGRI, K., VAN DER PIJL, L., 1966. - The principles of pollination ecology. Pergamon, Oxford.
- FAGERLIND, F.O., 1937. - Embryologische, zytologische und bestäubungs-experimentelle Studien in der Familie Rubiaceae nebst Bemerkungen über eignige Polyploidität problem. Acta Horticulturae Berg., 11, 195-470.
- FLOR, H.H., 1955. - Host parasite interaction in flax rust, its genetics and others implications. Phytopathology, 45, 680-685.
- FLOR, H.H., 1971. - Current status of the gene-for-gene concept. Ann. Rev. Phytopathol. 9, 275-296.
- FOURNIER, F., SASSON, A., 1983. - Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. Recherches sur les ressources naturelles, XIX, O.R.S.T.O.M. - U.N.E.S.C.O., 473p.
- FRIIS, I., 1979. - The wild populations of Coffea arabica L., and cultivated coffee. in : G. Kunkel ed. Taxonomic aspects of African economy botany. Las Palmas de Gran Canaria. Ayuntamiento de Las Palmas, 63-68.
- FRIIS, I., 1983. - Phytogeography of the tropical north-east African mountains. Bothalia, 14, 525-532.
- GAN, Y.Y., ROBERSTON, F.W., ASHTON, P.S., SOEPADMO, E., LEE, D.W., 1977. - Genetic variation in wild populations of rain forest trees. Nature, 269, 323-325.
- GENNES de, P.G., 1976. - La percolation : un concept unificateur. La Recherche, 7(72), 919-927.
- GHESEQUIERE, M., 1983. - Contribution à l'étude de la variabilité génétique du palmier à huile (Elaeis guineensis Jacq.). Le polymorphisme enzymatique. Thèse docteur-ingénieur, Paris XI, Orsay, 146p.
- GILLET, J.B., 1955. - The relation between the highland floras of Ethiopia and British East Africa. Webbia, 11, 459-466.
- GOODMAN, M.M., STUBER, C.W., LEE, C.N., JOHNSON, F.M., 1980. - Genetic control of malate dehydrogenase isozymes in Maize. Genetics, 94, 153-168.
- GOUJON, M., 1979. - Un exemple d'interaction entre populations naturelles : les Coffea et les rouilles : Hemileia vastatrix Berk et Br. et H. coffeicola Maubl. et Rog. Bull. Soc. Bot. Fr. 126, Actual. bot., 4, 7-19.
- GREGORIUS, H.R., 1980. - The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. Biometrics, 36, 643-652.
- GUILLAUMET, J.-L., 1967. - La végétation et la flore de la région du Bas Cavally. Mémoire O.R.S.T.O.M. n°20, Paris, 247p.
- GUILLAUMET, J.-L., 1972. - Les variations du genre Rhipsalis (Cactacées) à Madagascar. Adansonia, 12, 443-445.
- GUILLAUMET, J.-L., 1975. - Aspects de la spéciation dans la flore malgache. Boissera, 24, 119-123.

- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B., 1978. - Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, New-York, Springer-Verlag, 450p.
- HAMILTON, A.C., 1974. - The history of the vegetation. in : E.M. Lind & E.S. Morrison eds. East African vegetation, London, Longman, 188-209.
- HAMILTON, A.C., 1976. - The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in Tropical Africa for the reconstruction of Upper Pleistocene palaeo-environments : a review. Palaeoecologia of Africa, 9, 63-97.
- HAMON, S., BERTHOU, F., 1979. - Etude du polymorphisme enzymatique de Coffea liberica en République de Côte d'Ivoire et Centrafrique. Document de travail. multigraphié. Centre O.R.S.T.O.M., Abidjan, 17p.
- HAMON, S., ANTHONY, F., LE PIERRES, D., 1984. - La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section Mozambicoffea A. Chev. I. Précisions sur deux espèces affinées : Coffea pseudozanguebariae Bridson et C. sp. A. Bridson. Adansonia, 2, 000-000.
- HAMRICK, J.L., MITTON, J.B., LINHART, Y.B., 1979. - Levels of genetic variation in trees : influence of life history characteristics. in : Proceedings of Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects. July 27, Calif. Genet. Tech. Rep. PSW-48, Berkeley, 34-41.
- I.F.C.C., 1963. - Les principes de la sélection des caféiers canephoroides et liberio-excelsoïdes. Bull. n°5, I.F.C.C. (Paris) 48p.
- JACOB, H.E., 1953. - L'épopée du café. Ed. du Seuil, Paris, 315p.
- JAEGER, J.J., WESSELMAN, H.B., 1976. - Fossil remains of micro-mammals from the Omo Group deposit. in : Y. Coppens, F.C. Howell, G. Ll. Isaac & R.E.F. Leakey eds. : Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin., Chicago. University of Chicago press, 351-360.
- JUSSIEU de, A., 1716. - Historique du café. Mém. Acad. roy. des Sciences. Année 1713. Act. p.388 et mémoire lu en 1715 p.291-299, Paris, 1716 (avec une planche, p.298).
- KRUG, C.A., 1965. - Ensayo mundial del cafe. F.A.O., Rome, 162p.
- KRUG, C.A., CARVALHO, A., 1951. - The genetics of coffee. Advances in Genetics, 4, 127-168.
- KRUG, C.A., MENDES, A.J.T., 1940. - Cytological observations in Coffea. Journal of Genetics, 39, 189-203.
- LALOUETTE, J.A., 1967. - Growth of grass pollen tubes exhibited by callose fluorochrome reaction. Grana Palynologica, 7, 2-3.
- LAMOTTE, M., 1959. - Polymorphism of natural population of Cepea nemoralis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 65-86.
- LAWRENCE, M.J., O'DONNELL, S., 1981. - The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in Papaver rhoeas. III. The number and frequency of S-alleles in two further natural populations (R101 and R104). Heredity, 47 : 53-61.
- LEBRUN, J., 1941. - Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo. Mémoires t.XI(3). Institut Royal Colonial Belge. 184p.

- LELIVELD, J.A., 1940. - Nieuwe gezichtspunten voor het selectie onderzoek bij soortskruisingen naar aanleiding van cytologische gegevens. Bergcultures, 14, 370-386.
- LEPLAE, E., 1936. - Les plantations de café au Congo Belge. Leur histoire (1881-1935). Leur importance actuelle. Institut Royal Colonial Belge, III. 248p.
- LEROY, J.F., 1961a. - Coffeae novae madagascariensis. Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée, 8 (1, 2, 3), 1-20.
- LEROY, J.F., 1961b. - Sur les trois caféiers endémiques de l'archipel des Mascareignes. Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée, 8 (1, 2, 3), 21-29.
- LEROY, J.F., 1961c. - Sur deux caféiers remarquables de la forêt sèche du Sud-Ouest de Madagascar (C. humbertii J.F. Ler. et C. capuronii J.F. Ler.). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 252, 2285-2287.
- LEROY, J.F., 1962. - Coffeae novae madagascariensis et mauritiana. Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée, 9 (11, 12), 525-530.
- LEROY, J.F., 1963. - Sur les caféiers sauvages des îles Mascareignes. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 256, 2897-2899.
- LEROY, J.F., 1967. - Recherches sur les caféiers. Sur la classification biologique des caféiers et sur l'origine et l'aire du genre Coffea. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 265, 1043-1045.
- LEROY, J.F., 1968. - Notice sur les titres et travaux scientifiques de J.F. LEROY. Imp. Monnoyer, Le Mans, fas. II, 38p.
- LEROY, J.F., 1972a. - Prospection des caféiers sauvages de Madagascar : deux espèces remarquables (Coffea tsirananae n.sp., C. kianjavatensis n.sp.). Adansonia, 2(12), 317-328.
- LEROY, J.F., 1972b. - Prospection des caféiers sauvages de Madagascar : sur deux espèces sympatriques du Nord. Adansonia, 2(12), 345-358.
- LEROY, J.F., 1980a. - Les grandes lignées de caféiers. 9e colloque A.S.I.C., London, Juin 1980, 473-477.
- LEROY, J.F., 1980b. - Evolution et taxogenèse chez les caféiers. Hypothèse sur leur origine. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 291, 593-596.
- LEROY, J.F., 1982. - L'origine kenyane du genre Coffea et la radiation des espèces de Madagascar. 10e colloque A.S.I.C., Salvador, Brazil, Octobre 1982, 413-420.
- LEROY, J.F., PLU, A., 1966; - Sur les nombres chromosomiques des Coffea malgaches. Café Cacao Thé, 10, 216-218.
- LETOUZEY, R., 1968. - Etude phytogéographique du Cameroun. Ed. Paul Lechevalier, Paris, 511p.
- LEVIN, D.A., 1978. - Some genetic consequences of being a plant. In : Ecological genetics : the interface. P.F. Brussard ed.. Springer, Berlin, 189-212.

- LEVIN, D.A., KERSTER, H.W., 1969. - The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon density. Evolution, 23, 560-571.
- LEVIN, D.A., RITTER, K., ELLSTRAND, N.C., 1979. - Protein polymorphism in the narrow endemic Oenothera organensis. Evolution, 33(2), 534-552.
- LIND, E.M., MORRISON, M.E.S., 1974. - East African Vegetation. Longman, London, 257p.
- LINNAEUS, C., 1737. - Hortus Cliffortianus., Amsterdam, 59p.
- LOBREAU-CALLEN, D., LEROY, J.F., 1980. - Quelques données palynologiques sur le genre Coffea et autres genres du cercle des caféiers. 9e colloque A.S.I.C. Londres, juin 1980, 479-506.
- LOPES, M.H.C., 1974. - Caractéristiques chimiques et technologiques des cafés Racemosa du Mozambique. Café Cacao Thé, 18, 263-276.
- LORIUS, C., 1973. - Les calottes glaciaires, témoins de l'environnement. La Recherche, 34, 457-472.
- LORIUS, C., DUPLESSY, J.C., 1977. - Les grands changements climatiques. La Recherche, 8(83), 947-955.
- LOUARN, J., 1972. - Introduction à l'étude génétique des Mascarocoffea. Nouvelles déterminations de leurs nombres chromosomiques. Café Cacao Thé, 16, 312-315.
- LOUARN, J., 1976. - Hybrides interspécifiques entre Coffea canephora Pierre et C. eugenioides Moore. Café Cacao Thé, 20, 33-52.
- LOUARN, J., 1982. - Bilan des hybridations interspécifiques entre caféiers africains diploïdes en collection en Côte d'Ivoire. 10e colloque A.S.I.C., Salvador, Brazil, Octobre 1982, 375-383.
- LOURD, M., HUGUENIN, B., 1977. - Sur la présence en Côte d'Ivoire de la rouille farineuse du caféier Hemileia coffeicola Maubl. et Rog. Répartition géographique et espèces hôtes. 8e colloque Scientifique International sur le Café. Abidjan, A.S.I.C., Paris, 1979, 529-532.
- LOURD, M., HUGUENIN, B., 1982. - La rouille farineuse des caféiers, Hemileia coffeicola, en Côte d'Ivoire. Etude de sa répartition et de son pouvoir pathogène. Garcia de Orta, serie de estudos agronomicos, 9, 71-81.
- MALEY, J., 1981. - Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et Paléoclimatologie de l'Afrique nord tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle. Travaux et documents. O.R.S.T.O.M., 129, 586p.
- MALEY, J., LIVINGSTONE, D.A., 1983. - Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest), au Pleistocène supérieur et à l'Holocène inférieur : premières données polliniques. C.R. Acad. Sc. Paris, t.296. série 2, 1287-1292.
- MARCHANT, S., 1954.- The relationship of the southern Nigerian avifauna to those of Upper and Lower Guinea. Ibis, 96, 371-379.
- MARTIN, F.W., 1959. - Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology, 125-128.

- MENDES, C.H.T., 1949. - Introdução ao estudo da autosterilidade no genero Coffea. Bragantia, 9, 35-41.
- MEDINA, D.M., CONAGIN, C.H.T.M., 1959. - Autoincompatibilidade en Coffea dewevrei. Bragantia, 18, 283-293.
- MEUNIER, J., GASCON, J.P., 1972. - Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'I.R.H.O.. Oléagineux, 21(1), 1-12.
- MEYER, F.G., FERNIE, L.M., NARASIMHASWAMY, R.L., MONACO, L.C., GREATHEAD, D.J., 1968. - F.A.O. Coffee Mission to Ethiopia, 1964-1965. F.A.O. (Rome), 200p.
- MOLNER, P., TAPPONIER, P., 1977. - Le choc de l'Inde et de l'Eurasie. Pour la Science, 1, 70-83.
- MONACO, L.C., CARVALHO, A., 1972. - Melhoramento de Coffea canoephora e C. congensis. I. Determinação de compatibilidade. Bragantia, 31, 401-409.
- MOREAU, R.E., 1963. - The distribution of tropical African birds as an indicator of past climatic changes. in : African ecology and human evolution F.C. Howell & F. Boulière, eds. 28-42. Weuner-Gren Foundation for anthropological research, inc. Aldine Publishing Co, Chicago.
- MOREAU, R.E., 1966. - The bird faunas of Africa and its islands. Academic press, London and New-York, 424p.
- MULLER, R.A., 1975. - Hemileia coffeicola Maublanc et Roger : importance, extension et danger potentiel pour la caféiculture mondiale. Quelques aspects de ses relations avec l'hôte et le milieu cultural. Problèmes posés. 7e colloque A.S.I.C., Hamburg, 413-422.
- MUTHAPPA, B.N., 1980. - Behaviour of Hemileia vastatrix during unfavourable weather. J. Coffe Res., 10(2), 31-35.
- NEI, M., 1972. - Genetic distance between populations. American Naturalist, 106, 283-292.
- NEI, M., 1978. - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics, 89, 583-590.
- NEI, M., MARATA, M., 1966. - Effective population size when fertility is inherited. Genet.Res., 8, 257-260.
- NEI, M., MARUYAMA, T., CHAKRABORTY, R., 1975. - The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution, 29, 1-10.
- NETTANCOURT, D., de, 1977. - Incompatibility in Angiosperms. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 230p.
- NOLTAMM, E.A., 1975. - The different origin of multiple molecular forms of phosphoglucose isomerase. in : Markert, C.L., ed.. Isosymes I. Mol. structure. Academic press, New-York, 451-470.
- NORONHA-WAGNER, M., BETTENCOURT, A.J., 1967. - Genetic study of the resistance of Coffea sp. to leaf rust. Identification and behaviour of four factors conditioning

disease reaction in Coffea arabica to twelve physiologic races of Hemileia vastatrix. Can. J. Bot., 45, 2012-2031.

OLIVIERA, B., de, ROGRIGUES C.J. Jr, 1959. - Progress report to Ethiopia. Garcia de Orta, 7(2), 279-292.

PAROT, C., BERTHAUD, J., 1983. - Etude de la vigueur hybride des C. canephora. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié. 7p.

PARTIOT, M., AMEFIA, Y.K., DJIEKPOR, E.K., SEGBOR, A., 1979. - Une nouvelle maladie du caféier au Togo : la rouille farineuse due à Hemileia coffeicola Maub. et Rog. Café Cacao Thé, 23, 43-48.

PLOEY, J., de, 1963. - Quelques indices sur l'évolution morphologique et paléoclimatique des environs du Stanley Pool (Congo). Studia Univ. Lovianum. Fac. des Sci., 1963, 1-16.

PORTERES, R., 1937. - Etude sur les caféiers spontanés de la section Eucoffea. Annales agricoles de l'Afrique occidentale et étrangères. 1ère partie : répartition, habitat, 1(1), 68-91. 2ème partie : espèces, variétés, formes, 1(2), 219-263.

PORTERES, R., 1959. - Valeur agronomique des caféiers des types Kouilou et Robusta cultivés en Côte d'Ivoire. Café Cacao Thé, 3, 3-13.

PORTERES, R., 1962. - Caféiers de la République de Guinée. Café Cacao Thé, 6, 3-18.

POWELL, J.R., 1971. - Genetic polymorphism in varied environments. Science, 174, 1035-1036.

Rapport de synthèse sur les travaux du groupe "Expérimentation caféière", 1984. - I.R.C.C.-O.R.S.T.O.M.. Document de travail. Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. multigraphié. 12p.

RAYNER, R.W., 1960. - Rust disease of Coffee. I. Nature of the disease. World Crops, 12(5), 187-190.

REYMOND, D., 1982. - Utilisation de critères analytiques pour définir la qualité du café boisson. in : 10e colloque international sur le café, Salvador, Bahia, (Brésil).

RODRIGUES, C.J., 1980. - Resistance to Hemileia vastatrix Berk. & Br. of some Mozambicoffea coffee species. 9e colloque international sur le café, A.S.I.C. (Londres), 663-665.

RODRIGUES, C.J. jr., BETTENCOURT, A.J., RIJO, L., 1975. - Races of the pathogen and resistance to coffee rust. Ann. Rev. Phytopathol. 13, 49-65.

SECOND, G., TROUSLOT, P., 1980. - Electrophorèse d'enzymes de Riz (Oryza sp.). Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M., n°120, Paris, 87p.

SNEATH, P.H.A., SOKAL, R.R., 1973. - Numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco. 573p.

SWOFFORD, D.L., SELANDER, R.B., 1981. - Biosys-1 : a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. Journal of Heredity, 72, 281-283.

- SYBENGA, J., 1960. - Genetics and cytology of coffee. A literature review. Bibliographia Genetica, 19, 217-316.
- THOMAS, A.S., 1942. - The wild Arabica coffee on the Boma plateau, Anglo-Egyptian Sudan. Empire Journal of Experimental Agriculture, 10, 207-212.
- THOMAS, A.S., 1944. - The wild coffees of Uganda. Empire Journal of Experimental Agriculture, 12, 1-12.
- TRIGUI, N., 1984. - La variabilité génétique des Mils (Pennisetum typhoides (Bur.) Stapf et Hubb.) de Tunisie : étude biométrique et analyse du polymorphisme enzymatique. Thèse doctorat 3e cycle. Univ. Paris XI-Orsay, 3662. 125p.
- TROUSLOT, P., BERTHOU, F., 1979. - Technique d'électrophorèse en gel d'amidon appliquée à l'étude du polymorphisme enzymatique des caféiers : l'analyse en série de huit enzymes. Centre O.R.S.T.O.M., Abidjan. multigraphié. 17p.
- TROUSLOT, P., SECOND, G., 1980. - Technique d'électrophorèse en gel d'amidon appliquée à l'étude du polymorphisme de quatorze enzymes du Riz. in : Travaux et documents O.R.S.T.O.M., 120, 9-47.
- VAN DER PIJL, L., 1969. - Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin.
- VAN DER PLANK, J.E., 1968. - Disease resistance in plants. Academic Press, New-York & London, 206p.
- VAN DER VOSSSEN, H.A.M., 1974. - Plant breeding. Coffee Research Foundation of Kenya, Annual Report 1973-1974, 40-51.
- VAN DER VOSSSEN, H.A.M., 1979. - Methods of preserving the viability of coffee seeds in storage. Seed. Sci. and Technol., 7, 65-75.
- VIGNERON, P., 1984. - Polymorphisme enzymatique et variabilité génétique des provenances ivoiriennes et congolaises de Terminalia superba Engl. et Diels. Bois et Forêts des Tropiques (sous presse).
- WALYARO, D.J., VAN DER VOSSSEN, H.A.M., 1977. - Pollen longevity and artificial cross-pollination in Coffea arabica L. Euphytica, 26, 225-231.
- WARD, M.H., 1882a. - Coffee leaf disease. Third report. Ceylon Planter's Association. Proceeding 1882 : 253-319.
- WARD, M.H., 1882b. - Researches on the life history of Hemileia vastatrix, the fungus of the "Coffee leaf disease". Journ. Linnean Soc. (Botany), 19, 299-335.
- WELLMAN, F.L., 1961. - Coffee : Botany, Cultivation and Utilization. Leonar Hill Books (London), 486p.
- WELLMANN, F.L., 1970. - The rust Hemileia vastatrix now firmly established on coffee in Brazil. Pl. Dis. Repr., 54, 539-541.
- WHITE, F., 1962. - Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to Diospyros. Systematic Association Publication n°4. Taxonomy and Geography, 71-103.

- WHITE, F., 1978. - The taxonomy, ecology and chorology of African Ebenaceae. I. The Guineo-Congolian species. Bull. Jard. bot. nat. Belg., 48, 245-358.
- WHITE, F., 1979. - The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytochoria. Bull. Jard. bot. nat. Belg., 49, 11-55.
- WHITE, F., 1983. - The vegetation of Africa. Natural resources research XX, U.N.E.S.C.O., 356p.
- WILBAUX, R., 1956. - Les caféiers au Congo Belge : Technologie du café arabica et robusta. Direction de l'agriculture, des forêts et de l'élevage (Bruxelles), 213p.
- WILSON, J.B., LEVIN, D.A., 1979. - Gene flow in plants in a patchy environment. Heredity,
- WRIGHT, S., 1931. - Evolution in Mendelian populations. Genetics, 16, 97-159.
- WRIGHT, S., 1938. - Size of population and breeding structure in relation to evolution. Science, 87, 430-431.
- YUSUF, M., 1983. - Variabilité des Setaria italica, en relation avec la distribution géographique et la domestication. Approche par l'étude des polymorphismes enzymatiques. Thèse doctorat 3e cycle. Univ. Paris XI-Orsay, 151p.

Annexes

ANNEXES

Dans ces annexes, nous apportons différentes informations complémentaires sur la technique d'électrophorèse et sur les analyses des populations faites avec cet outil.

Annexe I : TECHNIQUES ET DETERMINISMES GENETIQUES

- A1- Tampons utilisés
- A2- Description des zymogrammes observés
- A3- Déterminismes génétiques
- A4- Equivalence des notations avec les travaux antérieurs

Annexe II : ANALYSE DES POPULATIONS C. CANEPHORA

- A5- Fréquences alléliques dans les populations
- A6- Matrice des distances interpopulations
- A7- Analyse factorielle des correspondances : contribution des variables aux axes

Annexe I : TECHNIQUES ET DETERMINISMES GENETIQUESA1- Tampons utilisés

Tampon d'extraction	Acide ascorbique	0,25 M
	EDTA	0,01 M
	Cyanure de potassium	0,001 M
	Mercaptoéthanol	2,5 ml
	Tampon Tris-HCl pH 7,0	q.s.p. 100 ml
	Ajuster à pH 7,0	

Tampon TM	Bac		Gel
	Acide maléique	23,3 g	diluer 8 fois
	Tris	48,4 g	le tampon Bac
	EDTA	6,7 g	
	MgCl ₂	4,1 g	
	H ₂ O	1800 ml	
	Ajuster à pH 6,5 avec Tris 2M et compléter à 2000ml		

Tampon HIST	Bac		Gel
	Acide citrique	172 g	Histidine HCl 1,92 g
	Soude	86 g	NaCl M 5 ml
	H ₂ O	1800 ml	
	Ajuster à pH 6,0 avec solution NaOH concentrée et compléter à 2000 ml		

A2- Description des zymogrammes observés

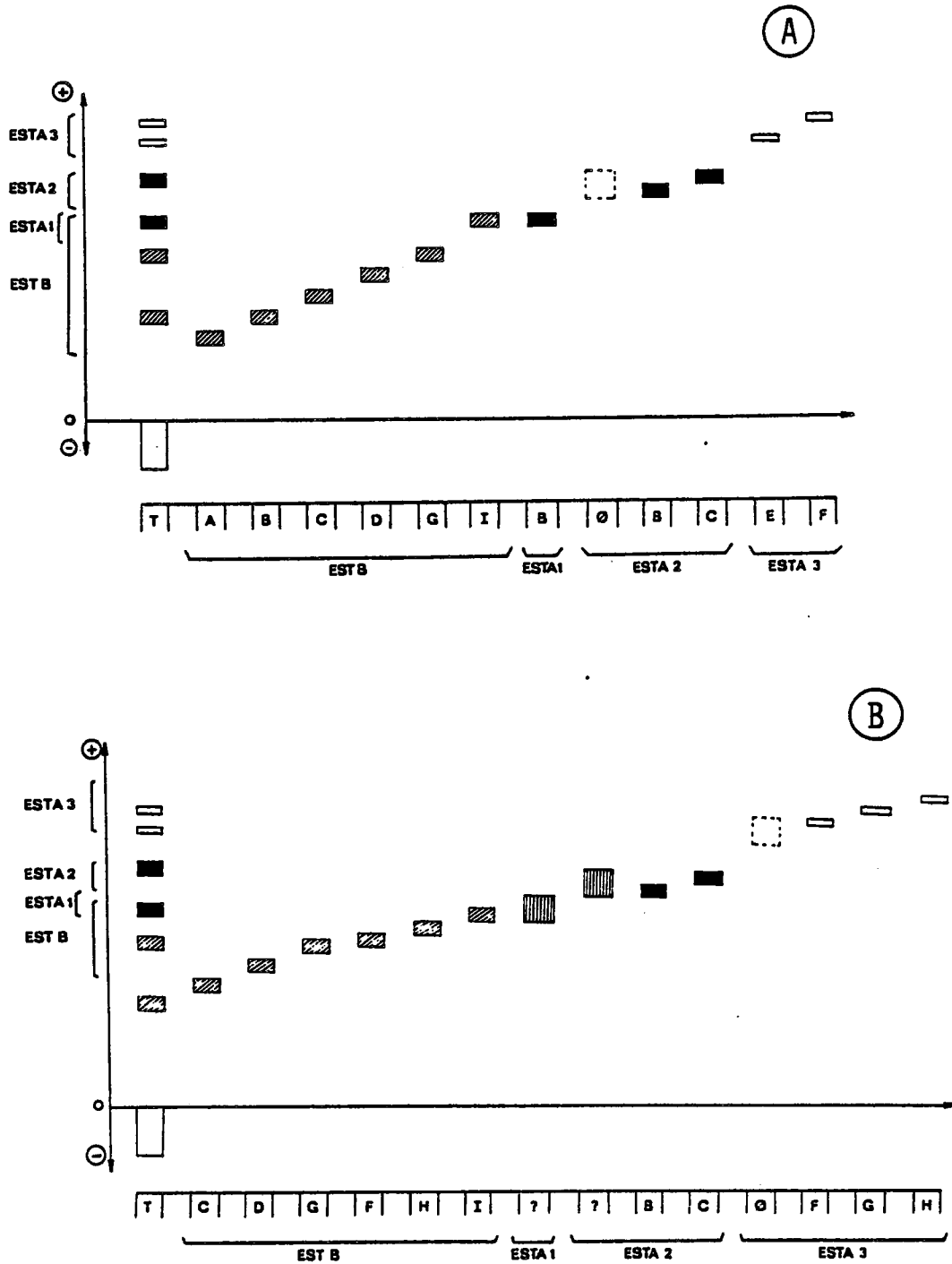


Fig A-1 : EST A1 + EST A2 + EST A3 + EST B. Position des différentes bandes chez :

A : C. canephora

B : C. liberica

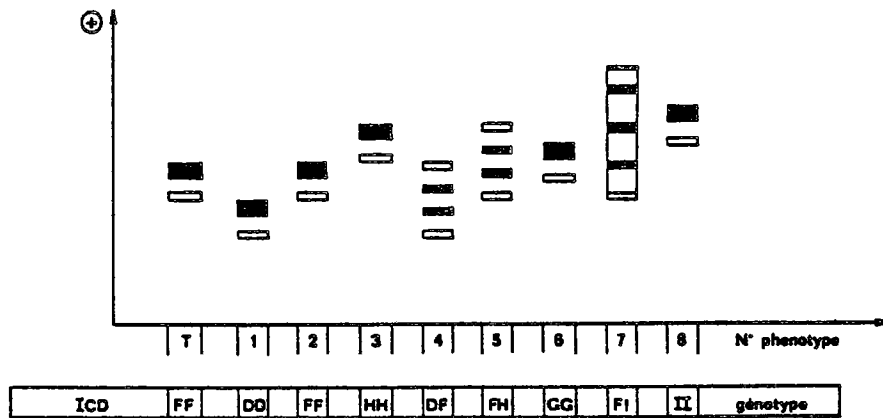


Fig. A-2 : ICD. Zymogrammes observés et interprétations génétiques (*C. canephora* + *C. liberica* + *C. sp.*)

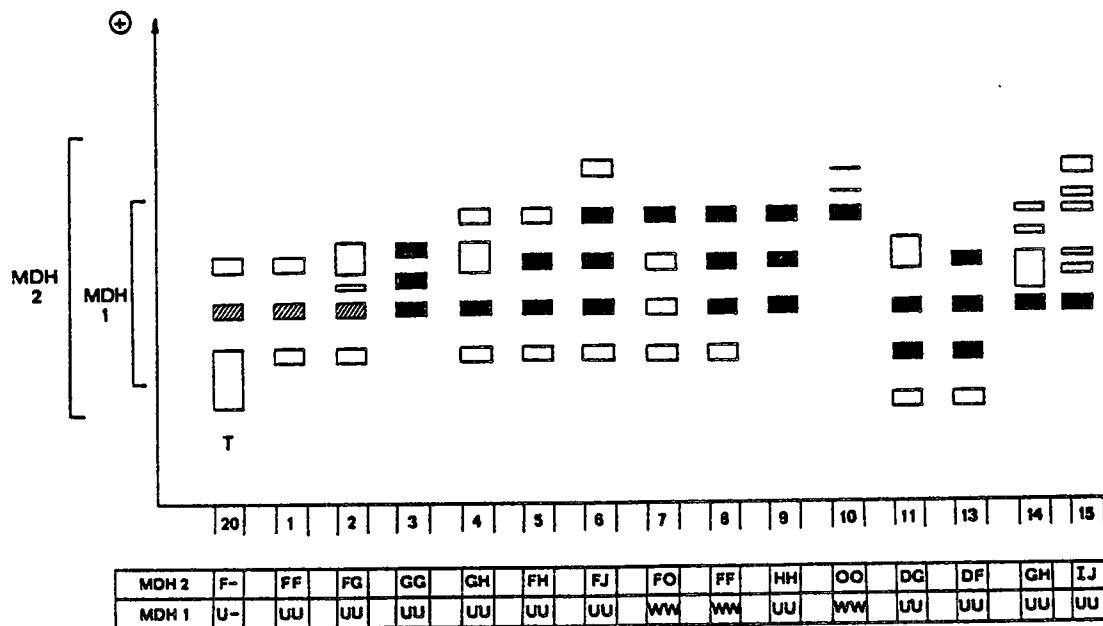


Fig. A-3 : MDH. Zymogrammes observés et interprétations génétiques aux deux locus MDH1 et MDH2 (*C. canephora*).

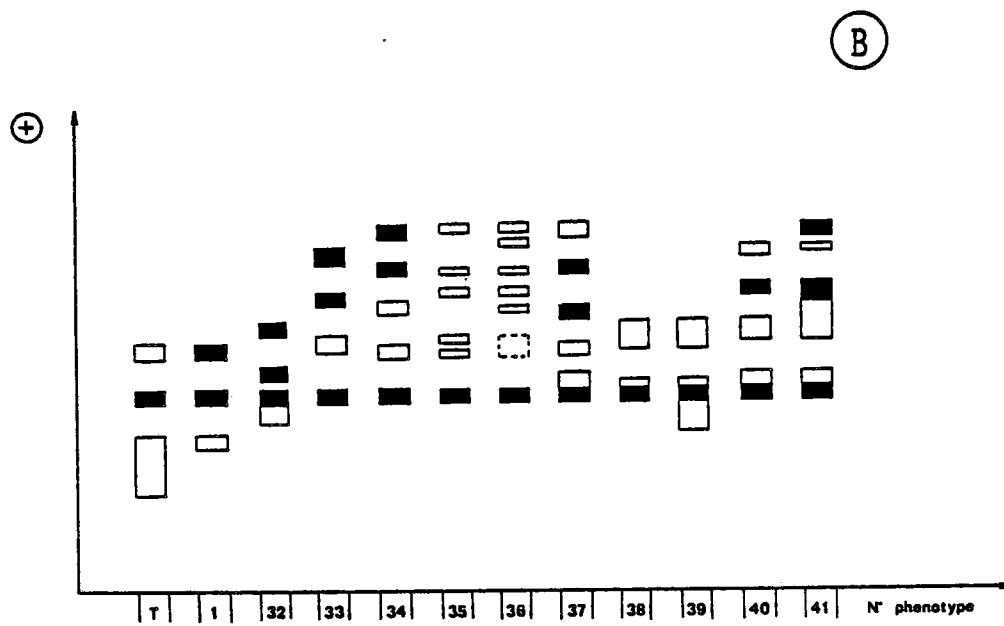
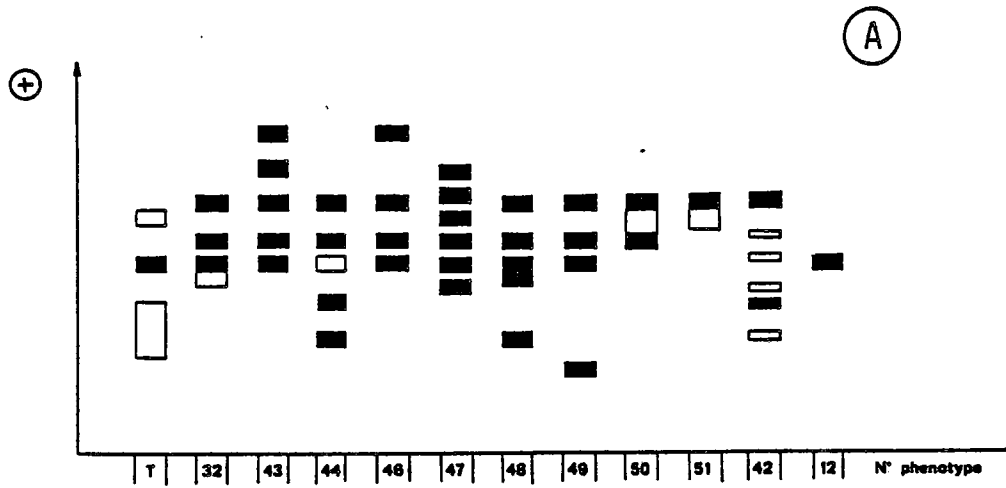


Fig. A-4 : MDH. Zymogrammes observés : A : C. liberica + C. sp. ; B : C. congensis

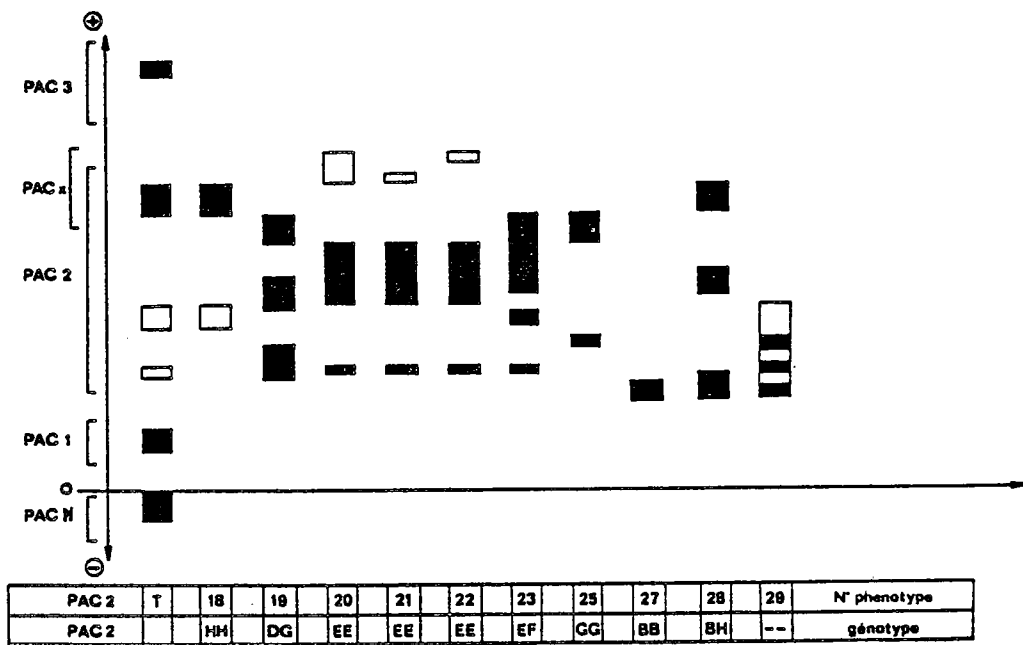
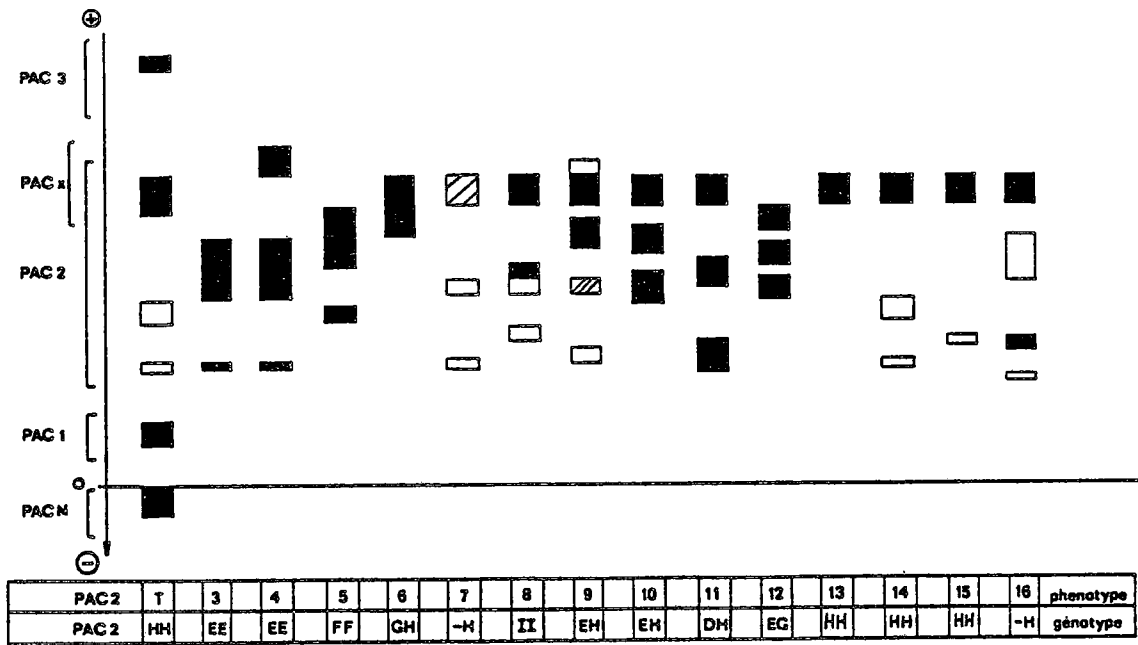


Fig. A-5 : PAC2. Zymogrammes observ s et interpr tations g n tiques (*C. canephora*).

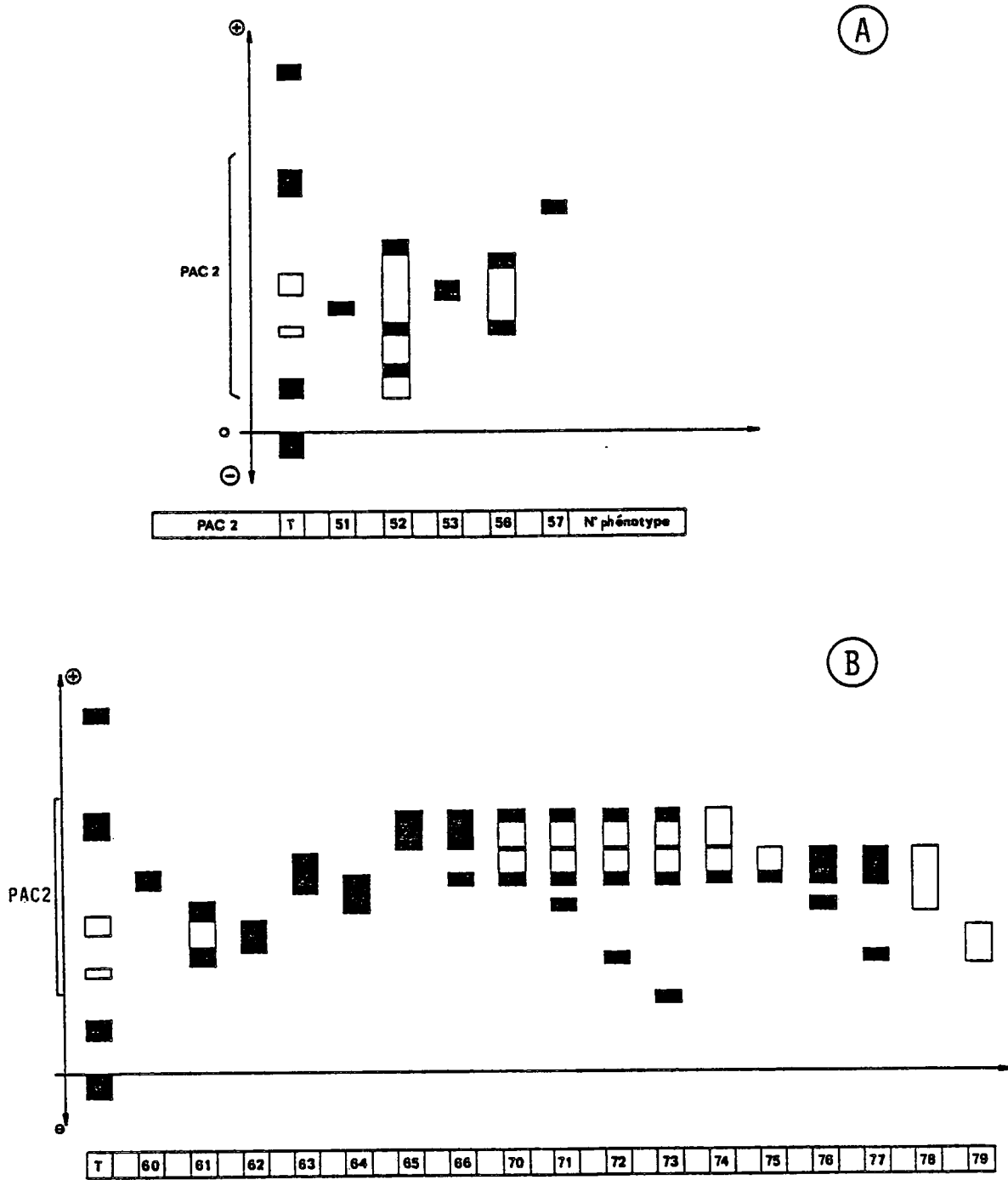


Fig. A-6 : .PAC2. Zymogrammes observés : A : *C. liberica* ; B : *C. brevipes* + *C. staudtii*

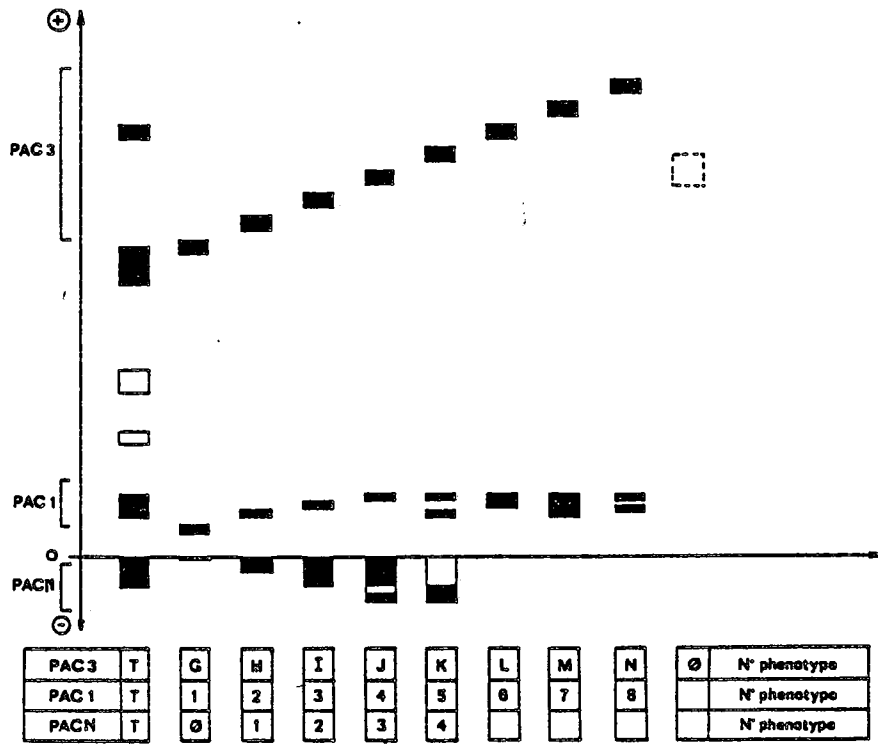


Fig. A-7 : PACN + PAC1 + PAC3. Zymogrammes observés (*C. canephora* + *C. liberica* + *C. sp.*).

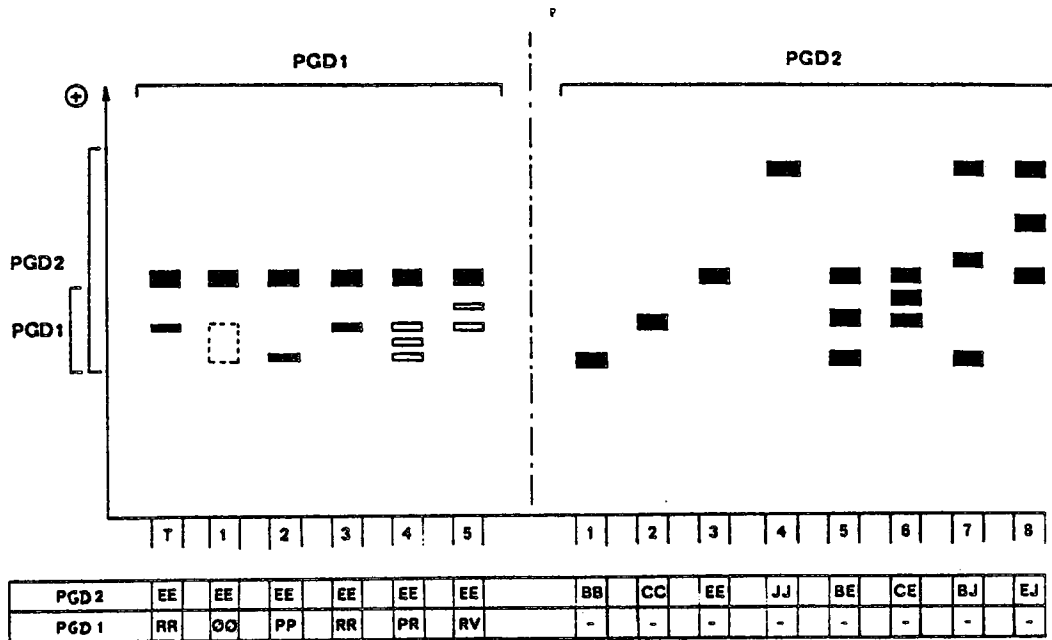


Fig. A-8 : PGD1 + PGD2. Zymogrammes observés et interprétations génétiques avec les locus PGD1 et PGD2 (*C. canephora*).

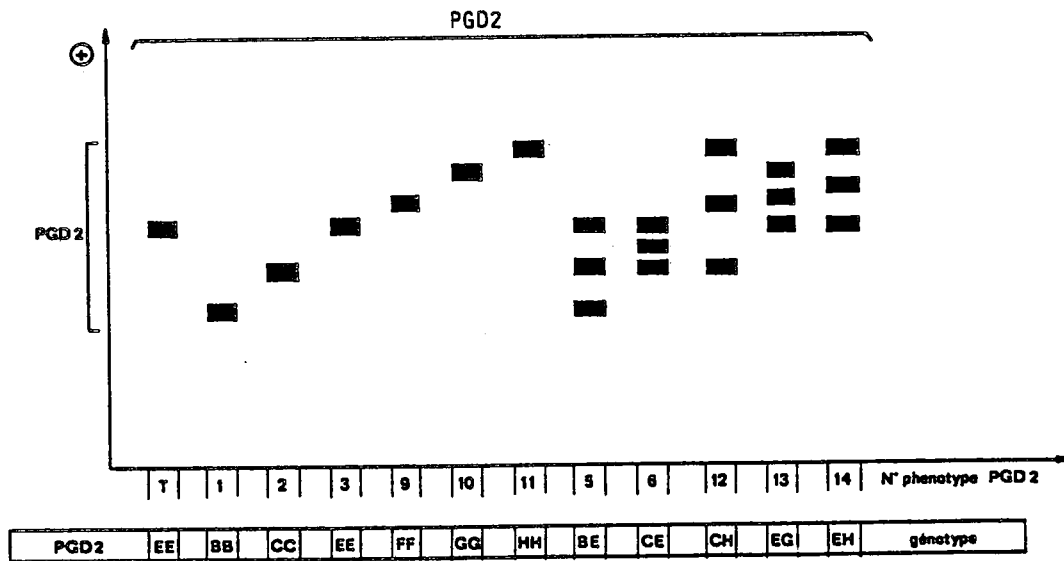


Fig. A-9 : PGD2. Zymogrammes observés et interprétations génétiques pour le locus PGD2 (*C. liberica*).

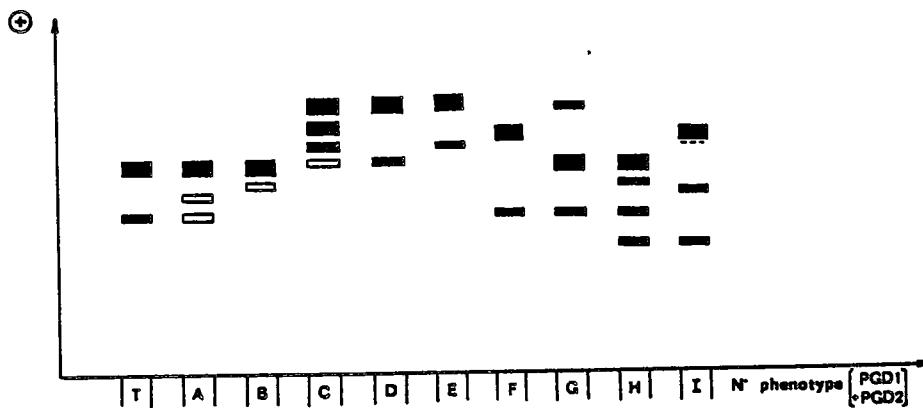


Fig. A-10 : PGD1 + PGD2. Zymogrammes observés (*C. sp.*).

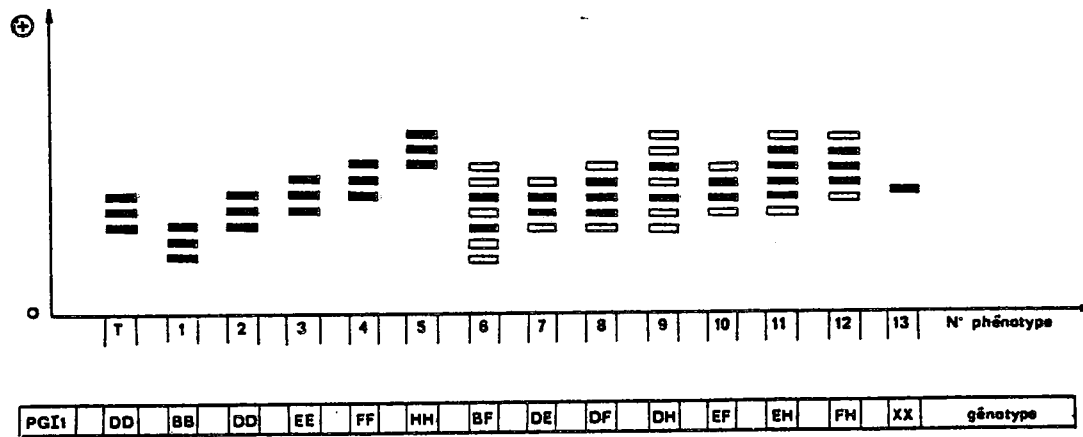


Fig. A-11 : PGI1. Zymogrammes observés et interprétations génétiques (*C. canephora*).

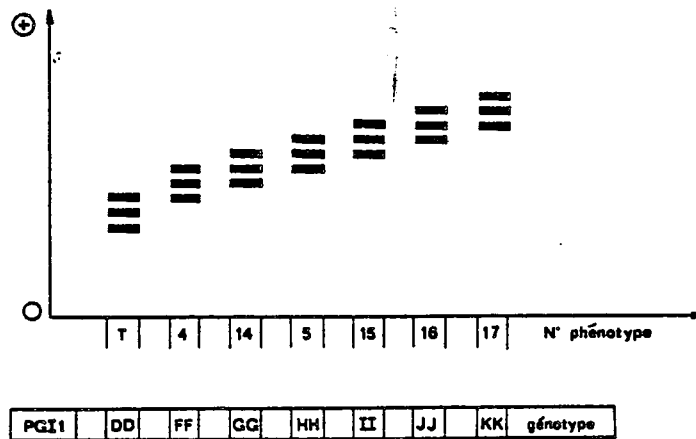


Fig A-12 : PGI1. Zymogrammes observés à trois bandes et interprétations génétiques (*C. liberica*). Les zymogrammes avec un nombre supérieur de bandes n'ont pas été dessinés.

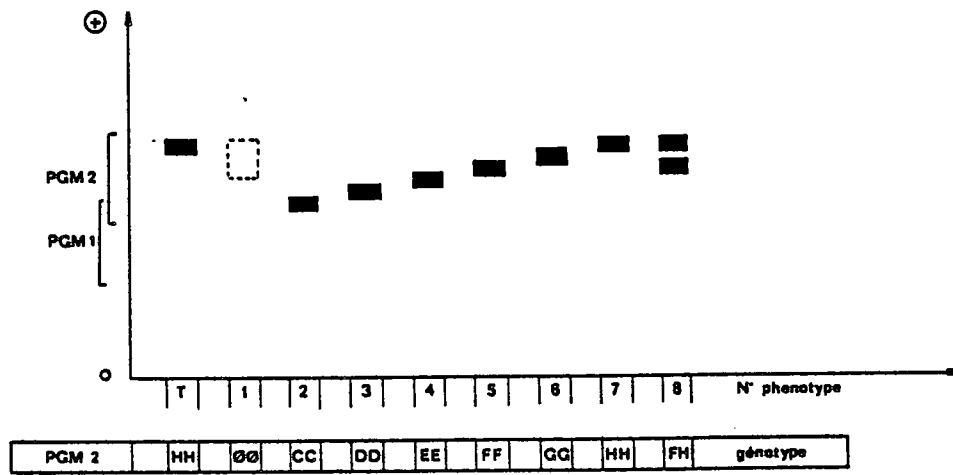


Fig. A-13 : PGM2. Position des différentes bandes observées.

(C. canephora + C. liberica + C. sp.)

A3- Déterminismes génétiques

Tableau A-1 : Locus ESTA3. Disjonctions observées parmi les descendants des croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants			n
	EE	EF	FF	
FF x FF	-	-	96	96
EF x EF	4	10	3	17

Tableau A-2 : Locus ESTB. Disjonctions observées parmi les descendants des croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants										n
	BB	BC	BG	BI	CC	CG	CI	GG	GI	II	
GG x GG	-	-	-	-	-	-	-	89	-	-	89
CC x GG	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	17
CG x GG	-	-	-	-	-	9	-	6	-	-	15
BC x CG	-	6	15	-	9	10	-	-	-	-	40
BI x BC	11	11	-	16	-	11	-	-	-	-	49
BI x CG	-	6	2	-	-	-	2	-	6	-	16

Tableau A-3 : Locus ICD. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants						n
	DD		DF		FF		
DD x DD	95*	95**	0	0	0	0	95
FF x FF	0	0	0	0	69	69	69
DD x DF	7	7,5	8	7,5	0	0	15
DF x FF	0	0	32	32,5	33	32,5	65
DF x DF	26	22	43	43,5	18	22	87

* effectif observé

** effectif attendu

Tableau A-4 : Locus MDH2. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants						n
	FF(Z.1)		FH(Z.5)		HH(Z.8)		
FF(Z.1) x FH(Z.5)	34*	31,5**	29	31,5	0	0	63
FH(Z.5) x FH(Z.5)	14	13	27	26	11	13	52

* effectif observé

** effectif attendu

Tableau A-5 : Locus PAC2. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants						n
	EE(Z.3)		EH(Z10)		HH(Z14)		
EE(Z.3) x EE(Z.3)	91*	91**	0	0	0	0	91
HH(Z14) x HH(Z14)	0	0	0	0	53	53	53
HH(Z14) x EH(Z10)	0	0	35	30	25	30	60
EE(Z.3) x EH(Z10)	3	7,5	12	7,5	0	0	15
EH(Z10) x EH(Z10)	12	10	17	20	12	10	41

* effectif observé ** effectif attendu

Tableau A-6 : Locus PGD1. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants						n
	PP		PR		RR		
PP x PP	29*	29**	0	0	0	0	29
PR x RR	0	0	24	21,5	19	21,5	43
PR x PR	3	6	14	12	7	6	24

* effectif observé ** effectif attendu

Tableau A-7 : Locus PGD2. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants								n
	EE	BE	EJ	BJ					
EE x EE	29*	29**	0	0	0	0	0	0	29
EE x EJ	26	30	0	0	34	30	0	0	60
EE x BE	56	51,5	47	51,5	0	0	0	0	103
BE x EJ	12	12	10	12	15	12	11	12	48

* effectif observé ** effectif attendu

Tableau A-9 : Locus PGM2. Comparaison des effectifs attendus et observés chez les descendants de croisements contrôlés (C. canephora).

combinaison testée	génotype des descendants						n
	FF	FH	HH				
FF x FF	28*	28**	0	0	0	0	28
HH x HH	0	0	0	0	22	22	22
FF x HH	0	0	15	15	0	0	15
FF x FH	37	33,5	30	33,5	0	0	67
FH x HH	0	0	53	54,5	56	54,5	109

* effectif observé ** effectif attendu

Tableau A-8 : Locus PGI1. Disjonctions observées parmi les descendants des croisements contrôlés (*C. canephora*).

combinaison testée	génotype des descendants										n
	DD	DE	DF	DH	EE	EF	EH	FF	FH	HH	
DD x DD	52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	52
DD x DH	95	-	-	79	-	-	-	-	-	-	154
DH x DH	8	-	-	9	-	-	-	-	-	11	28
DF x DF	7	-	7	-	-	-	-	2	-	-	16
FF x EF	-	-	-	-	-	8	-	6	-	-	14
EF x EF	-	-	-	-	1	5	-	3	-	-	9
DH x FF	-	-	9	-	-	-	-	-	6	-	15
DH x DF	6	-	6	4	-	-	-	-	9	-	25
DH x EF	-	9	5	-	-	-	5	-	8	-	27

A4 - Equivalences avec les travaux de Berthou et al (1980)

EST

ESTB. Nous avons conservé la même notation que celle utilisée par Berthou et al (Es.B = ESTB), en ajoutant un certain nombre de dénominations de bandes, A et D tout particulièrement, correspondant aux migrations anormales que nous avons mises en évidence.

ESTA2 et ESTA3. Nous avons également conservé pour ces deux locus la dénomination déjà utilisée, avec les équivalences :

Es. 1 = ESTA2, Es. 2 = ESTA3.

PAC

Nous avons vraisemblablement gardé la même notation que Berthou et al, pour la zone PAC3. Toutefois, ayant trouvé un nombre supérieur de bandes à celui que ces auteurs avaient relevé, il est difficile de savoir si la correspondance est exacte.

Pour la zone PAC2, notre interprétation des zymogrammes est complètement différente. Il y a impossibilité à établir une correspondance entre les deux notations.

PGI

Les allèles notés PGI1 : D, F, H sont identiques à ceux décrits par Berthou et al, (PGI : d, f, h). Nous avons montré l'existence de l'allèle E chez C. canephora et décrit les zymogrammes correspondant aux génotypes : EE, EF, EH et DE. Berthou et al ont publié la photographie des zymogrammes des clones 02154 et 02155, qui ont pour génotypes EF et EH, avec une interprétation différente (1980 p.317). Nous avons aussi montré l'existence de l'allèle G chez les C. liberica du Mont Tonkoui.

ICD

La même notation que Berthou et al a été utilisée.

PGD

Pour cet enzyme, nous avons montré l'existence de deux locus : PGD1 et PGD2. Berthou et al, sous le nom de locus PGD ont publié les résultats des observations des allèles PGD2. La dénomination des allèles a été conservée. Toutefois, il existe un désaccord quant à l'interprétation de certains zymogrammes analysés dans les caféiers de la Nana.

PGM

Nous nous sommes limités à l'observation de la zone PGM2 définie par Berthou et al. Les correspondances entre les dénominations existent pour les allèles F et H trouvés chez C. canephora, mais des confirmations sont encore nécessaires pour s'assurer de la conformité des deux notations dans l'espèce C. liberica.

MDH

Notre interprétation des déterminismes génétiques impliqués dans ce système enzymatique étant totalement différente de celle proposée par Berthou et al, il n'y a pas de correspondance possible entre les deux notations.

Annexe II : ANALYSE DES POPULATIONS C. CANEPHORAA5- Fréquences alléliques dans les populations de C. canephoraTableau A-10 : Liste et effectif des populations analysées de C. canephora (tableau A-11)

N° ordre	nom de la population	code	effectif
1	Ira 1	1-11	31
2	Ira 2	1-01	25
3	Bafingdala	1-02	19
4	Kouin	1-12	10
5	Gbapleu	1-04	10
6	Logbonou	1-08	26
7	Fourougbankoro	1-09	37
8	Maraoué	1-10	22
9	Bossématié	1-06	9
10	Ebobo	2-07	30
11	Doungba	3-33	9
12	Libengué	3-25	45
13	Ndongué	3-22	99
14	Cameroun	4-44	16
15	IRCC	9-99	83

Tableau A-11 : Fréquences alléliques dans les populations de *C. canephora* analysées (calculs fournis par le programme BIOSYS).

Locus	Population															Total*
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
ESTB																
E	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,63	0,11	0,00	0,02	0,00	0,26	0,10
C	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,06	0,01	0,20	0,19	0,11	0,07
G	1,00	1,00	0,97	1,00	1,00	0,98	1,00	1,00	1,00	0,12	0,83	0,99	0,79	0,81	0,61	0,81
I	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01
ESTA2																
∅	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,01
B	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,14	0,00	0,53	0,10	0,06
C	1,00	0,90	0,90	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,90	0,86	0,98	0,47	0,89	0,93
ESTA3																
E	0,00	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,13	0,03
F	1,00	0,98	0,95	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00	0,87	0,98
PGD1																
∅	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,002
P	1,00	0,94	0,92	0,95	1,00	0,92	1,00	1,00	1,00	0,02	0,00	0,02	0,36	0,22	0,19	0,50
R	0,00	0,06	0,08	0,05	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,98	1,00	0,98	0,64	0,78	0,80	0,50
PGD2																
B	0,47	0,10	0,24	0,45	0,30	0,08	0,39	0,11	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,11
E	0,40	0,84	0,50	0,55	0,65	0,92	0,61	0,82	0,67	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,97	0,87
J	0,13	0,06	0,26	0,00	0,05	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03

* non calculé par le programme BIOSYS.

Tableau A-11 (suite) : Fréquences alléliques dans les populations de *C. canephora* analysées (calculs fournis par le Programme BIOSYS).

Locus	Population															Total*
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
ICD																
D	1.00	0.94	0.87	1.00	1.00	0.94	1.00	1.00	1.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.22	0.17	0.42
F	0.00	0.06	0.13	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.98	1.00	1.00	1.00	0.78	0.83	0.58
H	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.001
PGM2																
∅	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.002
F	0.66	0.90	0.66	0.85	1.00	0.65	0.93	0.86	1.00	0.46	0.06	0.01	0.62	0.47	0.28	0.56
H	0.34	0.10	0.34	0.15	0.00	0.31	0.07	0.14	0.00	0.53	0.94	0.99	0.38	0.53	0.72	0.44
PGI1																
B	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.01
D	0.82	0.26	0.68	0.45	0.45	0.29	0.58	0.43	0.67	0.92	0.17	0.22	0.00	0.00	0.54	0.37
E	0.00	0.28	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
F	0.11	0.24	0.08	0.30	0.15	0.04	0.16	0.18	0.11	0.08	0.83	0.84	1.00	1.00	0.36	0.47
H	0.07	0.22	0.24	0.25	0.30	0.67	0.26	0.39	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.13
PAC2																
B,D	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.17	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01
E	1.00	0.94	0.87	0.85	1.00	0.98	1.00	0.73	1.00	0.00	0.11	0.01	0.02	0.13	0.16	0.41
F	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
G	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.02	0.06	0.03	0.01	0.02
H	0.00	0.06	0.11	0.15	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.87	0.56	0.97	0.92	0.84	0.81	0.55

* non calculé par le programme BIOSYS

Tableau A-12 : Matrices des distances inter-populations.

POPULATION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 IRA1	*****	0.084	0.012	0.025	0.035	0.078	0.020	0.054	0.024	0.696	0.683	0.760	0.603	0.623	0.485
2 IRA 2	0.214	*****	0.046	0.028	0.012	0.035	0.023	0.023	0.024	0.761	0.670	0.731	0.487	0.511	0.508
3 BAFINGDALA	0.130	0.223	*****	0.026	0.021	0.056	0.015	0.038	0.015	0.730	0.757	0.835	0.629	0.637	0.524
4 KOUIN	0.159	0.201	0.209	*****	0.010	0.045	0.008	0.023	0.012	0.674	0.609	0.656	0.456	0.485	0.442
5 GBAPLEU	0.176	0.119	0.179	0.159	*****	0.034	0.003	0.017	0.004	0.738	0.719	0.790	0.528	0.570	0.518
6 LOGBONO	0.228	0.224	0.207	0.190	0.207	*****	0.040	0.024	0.044	0.677	0.609	0.666	0.512	0.528	0.440
7 FOUROUGBANKORO	0.129	0.172	0.167	0.108	0.103	0.180	*****	0.021	0.002	0.715	0.705	0.779	0.538	0.575	0.502
8 MARAOUE	0.185	0.188	0.193	0.179	0.164	0.189	0.150	*****	0.022	0.669	0.619	0.677	0.467	0.501	0.446
9 BOSSEMATIE	0.165	0.179	0.181	0.142	0.090	0.199	0.061	0.168	*****	0.695	0.727	0.607	0.547	0.589	0.505
10 EBOBO	0.605	0.627	0.621	0.571	0.630	0.577	0.613	0.607	0.620	*****	0.180	0.219	0.206	0.269	0.085
11 DOUNGBA	0.581	0.592	0.609	0.538	0.611	0.563	0.591	0.579	0.609	0.305	*****	0.019	0.085	0.079	0.058
12 LIBENGUE	0.607	0.612	0.634	0.555	0.834	0.585	0.816	0.599	0.635	0.381	0.181	*****	0.080	0.065	0.085
13 NDONGUE	0.557	0.529	0.587	0.487	0.555	0.531	0.545	0.532	0.558	0.383	0.264	0.257	*****	0.053	0.091
14 CAMEROUN	0.535	0.516	0.549	0.466	0.541	0.510	0.528	0.515	0.544	0.417	0.262	0.241	0.216	*****	0.108
15 IRCC	0.475	0.492	0.494	0.421	0.503	0.443	0.480	0.474	0.497	0.256	0.234	0.281	0.272	0.270	*****

Au dessus de la diagonale : Distance de Nei (1972) ; Au dessous : Distance d'arc de Cavalli-Sforza

LES VALEURS PROPRES VAL(1)=0.99996096

NUM	ITER	VAL PROPRE	POURCENT	CUMUL	[*]	HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES DE LA MATRICE
2	0	0.33609444	21.503	21.503	*
3	1	0.19014335	12.165	33.668	*
4	0	0.09474313	6.062	39.730	*
5	1	0.07841671	5.017	44.747	*
6	2	0.07369077	4.715	49.462	*
7	1	0.06716803	4.297	53.759	*
8	1	0.06280369	4.018	57.777	*
9	1	0.05933058	3.796	61.573	*
10	1	0.05185346	3.318	64.891	*
11	1	0.04985229	3.190	68.080	*
12	1	0.04751220	3.040	71.120	*
13	3	0.04692660	3.002	74.122	*
14	3	0.04556235	2.915	77.037	*
15	3	0.04377041	2.800	79.838	*
16	2	0.04257835	2.724	82.562	*
17	2	0.04133414	2.645	85.206	*
18	3	0.03738829	2.392	87.598	*
19	2	0.03577515	2.289	89.887	*
20	2	0.03165220	2.025	91.912	*
21	2	0.02999824	1.919	93.832	*
22	1	0.02911744	1.863	95.695	*
23	2	0.02457846	1.573	97.267	*
24	3	0.01683094	1.077	98.344	*
25	2	0.01320016	0.845	99.188	*
26	1	0.00968445	0.620	99.808	*
27	3	0.00297414	0.190	99.998	*
28	0	0.00004430	0.003	100.001	*
29	0	0.0000204	0.000	100.001	*
30	2	0.00000038	0.000	100.001	*
31	2	0.00000005	0.000	100.001	*
32	4	0.00000003	0.000	100.001	*
33	3	-0.00000003	-0.000	100.001	*
34	2	-0.00000007	-0.000	100.001	*
35	1	-0.00000017	-0.000	100.001	*
36	2	-0.00000021	-0.000	100.001	*
37	1	-0.00000026	-0.000	100.001	*
38	1	-0.00000085	-0.000	100.001	*
39	3	-0.0000227	-0.000	100.001	*
40	1	-0.0000238	-0.000	100.001	*

Tableau A-13 : Valeurs propres des différents axes (A.F.C. pour tous les individus de toutes les populations et tous les locus enzymatiques).

	J1	Q1T	POID	INR	1#F	COR	CTR	2#F	COR	CTR	3#F	COR	CTR	4#F	COR	CTR	5#F	COR	CTR	6#F	COR	CTR	7#F	COR	CTR	
1	EBB	722	9	41	1217	206	39	-1829	466	158	506	36	24	-42	0	0	86	1	1	-307	13	13	47	0	0	
2	EBC	409	7	33	790	90	14	266	10	3	-539	41	22	190	5	3	-93	1	1	-224	7	5	-1341	255	208	
3	EBO	668	74	8	-235	318	12	210	252	17	-5	0	0	-33	6	1	-8	0	0	61	21	4	112	71	15	
4	EB1	189	1	29	1228	22	3	-1698	42	10	-245	1	0	2267	76	43	824	10	6	-148	0	0	1599	38	27	
5	E20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	E2B	745	6	39	567	31	5	572	31	10	1923	350	224	273	7	5	-360	12	10	1654	259	234	-759	55	53	
7	E2C	744	85	3	-37	30	0	-37	31	1	-129	350	15	-17	7	0	24	12	1	-110	259	16	51	55	4	
8	E3E	100	3	32	567	16	2	286	4	1	-211	2	1	-1222	77	48	-69	0	0	-161	1	1	-30	0	0	
9	E3F	99	88	1	-15	16	0	-7	4	0	6	2	0	35	76	1	2	0	0	5	1	0	1	0	0	
10	PAB	901	1	53	1705	40	10	-4311	255	110	-143	0	0	-6108	513	538	-2102	61	68	873	10	13	-1272	22	29	
11	PAD	139	1	29	955	11	2	550	4	1	894	10	5	-881	10	6	515	3	2	-2465	77	51	1387	24	17	
12	PAE	929	37	31	-1055	852	124	-191	28	7	70	4	2	-76	5	3	209	33	22	92	6	5	-32	1	1	
13	PAF	896	1	43	-1280	28	6	-250	1	1	-239	1	1	1538	40	34	-6432	697	634	-2317	90	90	1514	39	41	
14	PAG	392	2	34	602	12	2	829	23	6	-665	15	8	-756	19	13	67	0	0	-2321	181	144	-2056	142	120	
15	PAH	890	49	24	760	757	84	216	61	12	-41	2	1	202	53	25	29	1	1	77	8	4	79	8	5	
16	GAO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
17	GMF	667	51	18	-440	352	29	-138	35	5	-45	4	1	217	85	31	-15	0	0	-56	6	2	-319	185	83	
18	GMI1	667	40	23	561	352	38	177	35	7	58	4	1	-275	85	39	21	0	0	72	6	3	407	185	106	
19	ICD	948	38	31	-1076	902	132	-204	33	8	122	12	6	-9	0	0	13	0	0	-34	1	1	8	0	0	
20	ICF	944	53	23	780	899	95	147	32	6	-89	12	5	-7	0	0	-7	0	0	-31	1	1	-6	0	0	
21	ICH	45	0	29	963	2	0	1223	3	1	1181	3	1	-13	0	0	-657	1	1	4081	35	23	644	1	1	
22	P10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
23	P1P	859	46	24	-828	844	93	-59	4	1	-54	4	1	-7	0	0	16	0	0	-33	1	1	-70	6	4	
24	P1R	859	45	24	833	844	94	61	4	1	55	4	1	8	0	0	-15	0	0	34	6	5	285	17	13	
25	P2B	384	10	31	-1240	322	46	-294	18	5	75	1	1	-117	3	2	283	17	11	176	6	5	-52	29	4	
26	P2E	473	78	5	194	381	9	46	21	1	-16	3	0	25	7	1	-44	20	2	-33	12	1	560	17	12	
27	P2J	115	2	28	-1152	73	9	-264	4	1	248	3	2	-341	6	4	281	4	3	377	8	5	17	5	0	
28	M1U	885	85	3	-100	164	3	206	689	19	28	13	1	-24	10	1	-3	0	0	-15	4	0	-248	5	6	
29	M1W	885	6	49	1467	165	37	-2999	688	276	-407	13	10	365	10	10	-47	0	0	231	4	5	-228	1	2	
30	M2O	702	2	42	1674	80	16	-3791	408	142	-680	13	9	2601	192	162	506	7	7	180	1	1	24	12	1	
31	M2F	682	85	3	-47	46	1	83	135	3	-136	367	17	-70	98	5	17	6	0	31	18	1	38	0	0	
32	M2G	450	1	28	922	27	4	-41	0	0	3251	339	157	-321	3	2	471	7	4	-1522	74	49	5	6	6	
33	M2H	774	1	43	1071	19	4	217	1	0	6016	610	431	94	0	0	1034	18	16	-2683	121	121	-568	5	6	
34	M2I	368	0	29	136	0	0	920	2	0	4067	34	16	2664	15	9	-5169	55	34	9120	173	117	-6565	89	65	
35	M2J	334	2	28	-1091	41	5	-164	1	0	778	21	10	811	23	13	-2502	215	128	914	28	19	-332	4	3	
36	GI B	239	1	28	869	24	3	965	24	6	97	0	0	-211	1	1	-264	2	1	1830	85	56	2014	103	73	
37	GI D	580	34	25	-182	29	3	-729	460	98	177	27	11	-6	0	0	134	16	8	31	1	0	234	47	30	
38	GI E	134	2	32	-1192	43	6	-69	0	0	-306	3	1	11	0	0	918	26	17	-72	0	0	-1427	62	49	
39	GI F	718	42	25	476	245	28	617	412	84	-155	26	11	0	0	0	-34	1	1	-9	0	0	-177	34	21	
40	GI H	337	12	31	-1064	286	41	-148	6	1	69	1	1	38	0	0	-347	31	20	-213	12	8	-56	1	1	
		10625.0	0	1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000

Tableau A-14 : Contribution des différentes variables aux axes (A.F.C. sur ensemble des individus et variables).

EB = ESTB, E2 = ESTA2, E3 = ESTA3, M1 = MDH1, M2 = MDH2, PA = PAC2, GM = PGM2, P1 = PGD1, P2 = PGD2, GI = PGI1.

BERTHAUD Julien

LES RESSOURCES GENETIQUES

POUR L'AMELIORATION DES CAFEIERS AFRICAINS DIPLOIDES.

Evaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application.

Une meilleure connaissance de la diversité génétique existante dans les populations de caféiers est indispensable à la conduite de leur amélioration génétique. Son observation a été basée sur les marqueurs du polymorphisme enzymatique et l'étude des allèles S du système d'incompatibilité.

Des populations de caféiers sont décrites, tant pour leur structure démographique que pour leur polymorphisme. La mise en évidence d'échanges génétiques entre les populations, par les pollens, permet d'expliquer le maintien du polymorphisme important trouvé dans ces populations. La position relative des arbres dans une population joue un rôle déterminant dans la régulation des échanges génétiques avec les autres populations.

Au sein des espèces, et tout particulièrement chez Coffea canephora, des formes distinctes sont mises en évidence. La séparation se fait souvent entre formes "guinéenne" et "congolaise". Les espèces de caféiers sont inégalement réparties. La région Cameroun-Gabon contient beaucoup plus d'espèces que le massif forestier guinéen.

La répartition de la diversité génétique des caféiers dans son ensemble se rapproche beaucoup de celle de la flore africaine en général. Nous en déduisons que l'évolution du paléo-environnement, Quaternaire surtout, a joué un rôle très actif dans la structure actuelle de la diversité des caféiers.

Nous terminons en proposant un schéma d'amélioration des caféiers s'appuyant sur la structure génétique en deux groupes différenciés, découverte par nos analyses sur certaines espèces, et conduisant à l'adoption d'un système de croisements intergroupes. Ce schéma d'amélioration pourrait avoir une valeur plus générale et s'appliquer à d'autres plantes tropicales des mêmes régions ayant eu une histoire comparable.

MOTS CLES

Coffea, génétique (des populations), polymorphisme enzymatique, système d'incompatibilité, amélioration des plantes, analyse des données, paléo-environnement, Afrique, Côte d'Ivoire.