

ORSAY

n° d'ordre

UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée
pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES
DE L'UNIVERSITE PARIS-XI ORSAY

PAR

Daniel LE PIERRÈS

SUJET : ÉTUDE DES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES TÉTRAPLOÏDES DE PREMIÈRE
GÉNÉRATION ENTRE *COFFEA ARABICA* L. ET LES CAFÉIERS DIPLOÏDES

Soutenue le 27 octobre 1995 devant la commission d'examen

M.M. BERTHAUD Julien	
CHARRIER André	
DECOURTYE Luc	
GALLAIS André	Président
LESPINASSE Yves	Rapporteur
SARR Aboubakry	Rapporteur

à **Yolande ,**

Béatrice et Frédéric

REMERCIEMENTS

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été réalisés à Divo en Côte-d'Ivoire sur la Station IDEFOR (ex IRCC/CIRAD). L'analyse des résultats a été effectuée à l'ORSTOM dans le laboratoire de génétique d'Adiopodoumé (CI) et le LRGAPT de Montpellier.

Je voudrais avant tout exprimer ma profonde gratitude à André CHARRIER, professeur à l'ENSAM. Il m'a transmis la passion pour l'étude des caféiers, et apporté un soutien scientifique indéfectible à ce travail sur les hybridations interspécifiques. Il a accepté depuis plusieurs années de diriger mes recherches. Je lui dédie mes remerciements pour son amitié, ses conseils et ses corrections dans l'organisation de ce mémoire.

Mes remerciements vont aussi à M. le Professeur RIZET et M. le Professeur DEMARLY qui ont été à l'origine de mon travail à l'ORSTOM.

Ma reconnaissance va également à M. COSTE ancien Directeur Général de l'IRCC qui a tant oeuvré pour la recherche caféière internationale. Il a été le premier défenseur avisé de l'arabusta. Sans lui ce travail n'aurait pas été possible. Je le remercie vivement ainsi que tous ses collaborateurs de l'IRCC/CIRAD qui ont participé à mon programme.

Il ne nous est pas possible non plus d'oublier les noms de Jean CAPOT, Jean PERNES, et Paul DUCEAU. Ma plus grande joie aurait été de les voir assister à cette thèse. Tous les trois ont disparu trop tôt.

Mes remerciements s'adressent aussi à M. le Professeur André GALLAIS qui préside ce jury de thèse, et à M. Luc DECOURTYE qui m'a donné de nombreux conseils pour la rédaction et bien voulu être examinateur. J'exprime aussi ma profonde reconnaissance à M. le Professeur Aboubakry SARR, et M. Yves LESPINASSE Directeur de Recherche INRA qui ont accepté d'être mes rapporteurs scientifiques malgré leurs nombreuses responsabilités. A mon plus ancien collègue de l'ORSTOM Julien BERTHAUD qui a accepté de faire partie du jury, et dont les critiques m'ont permis d'améliorer le mémoire, je lui suis très reconnaissant pour avoir guidé et suivi mes recherches.

Je dois beaucoup à mes autres collaborateurs de l'ORSTOM : F. ANTHONY, F. BERTHOU, M. CHAIGNEAU, E. COUTURON, J. CROS, J.-L. GUILLAUMET, S. HAMON, Ph. LASHERMES, J. LOUARN, M. NOIROT, J.-L. PHAM, S. TOSTAIN, aux VSN, et à tous les autres collègues du labo de génétique d'Adiopodoumé et du LRGAPT de Montpellier. J'ai eu souvent à discuter avec eux de mon programme depuis de nombreuses années, aussi bien sur le terrain que devant un ordinateur, ou au laboratoire. Je remercie à double titre : Jacques LOUARN pour sa participation aux hybridations et à la correction du manuscrit, ainsi que Michel NOIROT pour son aide en statistiques.

Je n'oublie pas non plus mes amis et collègues généticiens de l'ex-IRCC et de l'IDEFOR de DIVO. Je mentionnerai en particulier Pierre CHARMETANT et Antoine YAPO qui m'ont apporté une contribution précieuse dans cette recherche. Je les remercie pour leur concours dans le travail que nous avons mené ensemble.

Je voudrais dire aussi que ce travail n'aurait pas été possible sans la contribution active du personnel de la Station IRCC de Divo affecté à l'Opération Conjointe ORSTOM IRCC. Je leur dois toute ma sympathie et mon estime pour leur dévouement à tout moment pour l'aide apportée à la réalisation de milliers d'hybrides interspécifiques. J'associe ma reconnaissance en particulier à M. Siaka KONE et à ses collègues : W. DABIRE, S. OUATTARA, M. OUTTARA, Y. BAIYLI, A. GROGOLI.

SOMMAIRE

Introduction	4
Chapitre I - Présentation des caféiers	10
A. Le complexe multispécifique des caféiers	11
B. Les relations phylogénétiques entre espèces	20
C. Les hybrides interspécifiques avec <i>C. arabica</i>	25
D. L'histoire des arabusta <i>lato sensu</i>	29
Chapitre II - Matériel et méthodes	35
A. Le matériel végétal	36
B. Les méthodes expérimentales	53
C. Les caractéristiques étudiées	68
D. L'analyse des données	84
Chapitre III - L'obtention et l'observation des hybrides	86
A. L'obtention des hybrides	87
B. La vigueur et les caractères végétatifs des hybrides	105
Chapitre IV - La fertilité des arabusta l. s.	121
A. La viabilité pollinique	122
B. Les observations de méioses	126
C. La fertilité femelle lue sur les fructifications	135
D. La fertilité femelle estimée à la récolte	159
F. La stérilité de disjonction des arabusta <i>l. s.</i>	165
Chapitre V - Mode de reproduction	174
A. De la floraison à la fructification	175
B. La reproduction sexuée des arabusta <i>l. s.</i>	188
Chapitre VI - Les caractères agronomiques et technologiques	210
A. La production	211
B. Les caractéristiques technologiques	228
C. Les comportements de greffe	236
Chapitre VII - Discussion	249
A. Les principales réponses biologiques dans les F1 arabusta	250
B. Les introgressions et le flux de gènes entre <i>C. arabica</i> et les <i>coffea 2x</i>	257
C. Utilité des arabusta <i>l. s.</i> pour l'amélioration des caféiers	266
Conclusion générale	275
Références bibliographiques	279
Table des matières	292

INTRODUCTION

INTRODUCTION

L'hybridation interspécifique figure parmi l'un des principaux facteurs d'évolution des plantes. Elle permet d'accroître la variabilité et de faire apparaître de nouvelles formes d'adaptation. Pour l'amélioration, il est important de s'appuyer sur les groupes taxonomiques définis par les systématiciens, et ensuite de connaître les relations entre espèces (ou groupes d'espèces) mises en évidence par les généticiens afin d'orienter une création et sélection efficace des plantes cultivées. Au niveau diploïde, selon le niveau de fertilité, deux alternatives se présentent pour l'utilisation des hybrides en amélioration des plantes : soit leur culture à l'état hybride après sélection des individus les plus performants si la fertilité est satisfaisante, soit pour effectuer des backcross avec le parent cultivé et permettre des transferts de gènes entre espèces si la fertilité est faible. Les exemples de succès peuvent être cités tant chez les plantes annuelles : *Arachis* (Singh et Moss, 1984), *Gossypium* (Poisson, 1971), *Brassica* (Ayotte *et al.*, 1987a, 1987b), *Hordeum* (Bothmer *et al.*, 1986), *Phaseolus* (Baudouin, 1981), *Solanum* (Singh *et al.*, 1989), *Triticineae* (Lucas et Jahier, 1988), que chez les plantes pérennes ou arbustives : *Erythrina* (Neil, 1988), *Eucalyptus* (Griffin *et al.*, 1988), *Prosopis* (Hunzifer *et al.*, 1986), *Quercus* (Stebbins, 1958 ; Grant, 1981), *Ribes* (Keep *et al.*, 1977), *Salix* (Mosseler, 1989) *Ulmus* (Mittempergher et La Porta, 1991).

Les barrières interspécifiques limitent les transferts génétiques exploitables par les sélectionneurs au niveau diploïde. Cependant l'hybridation interspécifique prend un grand intérêt quand elle est associée à la polyploïdie et plus particulièrement à l'allopolyplôidie artificielle (Cauderon, 1978). En effet celle-ci restaure la fertilité biologique des hybrides interspécifiques grâce au doublement chromosomique qui s'accompagne d'un fonctionnement reproductif de plante diploïde (ces plantes sont alors appelées amphiploïdes). Il n'est donc pas étonnant que les structures biologiques des espèces soient organisées en complexes multispécifiques qui renferment aussi des séries polyploïdes (Stebbins, 1971). Le complexe d'espèces de caféiers (sous-genre *Coffea*) en est un exemple où *C. arabica* est la seule espèce tétraploïde parmi toutes les autres qui sont diploïdes.

L'hybridation interspécifique suivie de doublement chromosomique a pris un essor grandissant en amélioration des plantes avec l'introduction de la colchicine, à tel point que la bibliographie mentionne un nombre impressionnant d'exemples. Cependant très peu d'entre eux ont débouché sur la sélection pour leur mise en culture. Charrier et Bernard (1981) rapportent que les recherches concernant les plantes herbacées se sont orientées

INTRODUCTION

essentiellement à reproduire des amphiploïdes naturels existants (*Nicotiana tabacum*, *Brassica napus*, *Galeopsis tetrahit*, *Triticum spelta*, *Gossypium hirsutum*), ou à créer de nouveaux amphiploïdes (*Gossypium*, *Nicotiana*, *Festulolium*, *Raphanobrassica*, *Solanum*, *Cucurbita*, *Trifolium*, *Triticinae*). Les végétaux arbustifs sont beaucoup moins bien adaptés pour réaliser des études sur la polyploïdie à cause de la longueur de leurs cycles reproductif et végétatif que nécessitent les hybridations successives et les étapes de sélection. Dewey (1980) signale un nombre restreint d'exemples de ligneux qui sont améliorés par la polyploïdie : *Populus* pour la sylviculture, *Morus*, *Malus* et *Prunus* pour les arbres à fruits, *Ribes* et *Fragaria* pour arbustes à petits fruits à cause de leur cycle reproductif court. Parfois la création variétale chez les polyploïdes n'a pas pour seul but pour la production de fruits, mais d'obtenir une utilisation directe grâce à la propagation végétative comme par exemple la synthèse de nouveaux porte-greffes de *Prunus* mieux adaptés aux pruniers, pêchers et abricotiers (Salesses, 1978).

L'hybridation interspécifique dans le sous genre *Coffea* constitue un nouvel exemple de relation entre espèces chez les plantes arbustives. S'appuyant sur les travaux des taxinomistes (Chevalier, 1947 ; Leroy, 1967), les travaux importants de cytogénétique notamment réalisés au Brésil (Carvalho et Monaco, 1968), en Inde (Vishveshwara, 1975), à Madagascar (Charrier, 1978) et en Côte-d'Ivoire (Louarn, 1992) ont permis de caractériser les relations génétiques entre caféiers. malgré quelques barrières interspécifiques partielles, tous les *Coffea* renfermeraient le même génome de base à 11 chromosomes rendant possible la réalisation de n'importe quelle combinaison interspécifique.

Notre programme d'hybridations basé sur l'exploitation des ressources génétiques naturelles du genre *Coffea* est axé sur l'étude des résultats des croisements de la seule espèce originale tétraploïde d'altitude *C. arabica* avec les autres caféiers, et plus particulièrement au niveau tétraploïde par la création d'arabusta au sens large. Elle a un double objectif :

- 1) situer l'espèce *C. arabica* par rapport aux espèces diploïdes en s'appuyant sur les études antérieures de la diversité pour compléter les connaissances sur l'organisation génétique du sous-genre *Coffea* ;
- 2) élucider les différentes voies d'amélioration des caféiers cultivés diploïdes (*C. canephora*) et polyploïdes (*C. arabica* et formes "arabusta").

INTRODUCTION

Le premier thème recherche les affinités de *C. arabica* avec les autres caféiers par la voie des hybridations interspécifiques. Le deuxième thème a trait à l'importance du principal caféier cultivé qu'il faut préserver pour trois raisons : i) l'amélioration des caféiers d'altitude ; ii) la création de nouvelles formes polyploïdes pour la basse altitude ; iii) l'utilisation des arabusta pour les transferts de flux de gènes de *C. arabica* dans l'espèce cultivée $2x$ *C. canephora*.

Les travaux de recherche ont été effectués en Côte-d'Ivoire en coopération avec le Ministère de la Recherche Ivoirienne de 1979 à 1989 dans le cadre d'une Opération conjointe ORSTOM/CIRAD. Ils se sont déroulés pour la majeure partie à la Station DCC/IDEFOR de Divo (ex Station centrale IRCC/CIRAD) qui abrite le principal centre de ressources génétiques des caféiers de basse altitude collectés dans huit pays africains (Berthaud, 1986 ; Anthony, 1992), et pour une partie complémentaire à la Station ORSTOM de Man où se trouve rassemblés les caféiers d'altitude issus d'Ethiopie (Guillaumet et Hallé, 1967) et du Kenya (Berthaud *et al.*, 1980).

Nos travaux s'inscrivent dans un programme ORSTOM intitulé "Etude de la variabilité et des structures génétiques du genre *Coffea* pour améliorer les caféiers cultivés. L'ensemble des travaux porte sur la diversité génétique naturelle incluant les prospections, les collections et les évaluations en station, et les relations interspécifiques vues au travers de croisements. Les synthèses présentées ont porté sur les thèmes suivants :

- la structure génétique et la diversité biochimique des caféiers de la région malgache respectivement par Charrier (1978) et Rakotomalala (1992) ;
- la richesse génétique des populations sylvestres de caféiers de l'Afrique de l'Ouest et du Centre par Berthaud (1986) ;
- la structure génétique des caféiers d'Afrique de l'Est par Anthony (1992) ;
- l'étude des hybridations interspécifiques entre les caféiers africains diploïdes par Louarn (1976 et 1992) ;
- la comparaison de F1 polyploïdes issus de l'hybridation interspécifique : *Coffea arabica* x *C. canephora* par Berthaud (1976).

INTRODUCTION

L'arabusta *stricto sensu*, hybride interspécifique F1 tétraploïde entre *C. arabica* et *C. canephora*, créé à partir de 1966 en Côte-d'Ivoire par l'IRCC (Capot *et al.*, 1968), offrait dès sa parution, pratiquement sans sélection sophistiquée, des caractéristiques exceptionnelles qui ont fait naître tant d'espoir à sa vulgarisation rapide (IFCC / SATMACI, 1977). Ce caféier, vigoureux en basse altitude produit un café moyennement chargé en caféine et de bonne qualité organoleptique. Les recherches ultérieures en Côte-d'Ivoire ont prouvé que cette combinaison hybride, stérile au niveau triploïde (Berthaud, 1977), n'atteint pas malheureusement une fertilité satisfaisante au niveau tétraploïde (Grassias, 1980 ; Le Pierrès et Charmetant, 1985), ni au niveau hexaploïde (Le Pierrès et Anthony, 1980) où le dosage génomique est en plus défavorable pour l'adaptation à la basse altitude. Face à cette situation de stérilité, nous avons cherché à savoir, en utilisant les ressources génétiques naturelles rassemblées dans les collections, si la restauration de la fertilité de l'hybride arabusta *stricto sensu* pouvait résulter d'effet génique favorable apporté par un des parents ou d'une interaction entre génomes d'espèces différentes. L'étude parallèle des barrières reproductives entre espèces permet d'approfondir la compréhension de la structure des groupes d'espèces pour mieux les exploiter en amélioration.

Dans le cadre de notre étude sur des hybrides F1 tétraploïdes dénommés "arabusta *lato sensu*" issus du croisement de *C. arabica* avec n'importe quel caféier issu du pool des espèces diploïdes, peu de travaux de génétique concernent ces hybridations. La plupart traite de la combinaison *C. arabica* x *C. canephora* ($4n=4x$) (Capot, 1972 ; Grassias, 1980), ou sont d'un ordre très restreint décrivant des croisements peu nombreux pour ces types de combinaisons interspécifiques (Cramer, 1957 ; Sybenga, 1960 ; Carvalho et Monaco, 1968), ou sont relatifs à des backcross (Lanaud et Zickler, 1980).

Nous exposerons notre travail de la façon suivante :

- le premier chapitre fait une présentation générale des caféiers dans laquelle sera décrite la richesse botanique du complexe multispécifique naturel et disponible en collection, puis les problèmes généraux rencontrés dans les hybridations interspécifiques et la polyploïdie de type arabusta ;
- Le deuxième chapitre décrit le matériel végétal, les méthodes, et les techniques expérimentales ;

INTRODUCTION

- le troisième chapitre concerne les croisements réalisés, avec les résultats d'obtention et d'observation des hybrides ;
- le quatrième chapitre compare les résultats de fertilité des différents arabusta évalués par la viabilité pollinique, la régularité méiotique, et la fertilité femelle ;
- le cinquième chapitre analyse le mode de reproduction des hybrides arabusta synthétisés avec l'espèce autogame *C. arabica* croisée avec des caféiers diploïdes allogames ;
- le sixième chapitre montre l'originalité agronomique des arabusta au travers de leurs caractéristiques quantitatives (la production et les liaisons de ce caractère avec la vigueur et la fertilité), qualitatives (caractères technologiques et organoleptiques), et l'analyse du comportement en greffe ;
- le septième chapitre est consacré à la discussion des résultats. Nous analyserons les problèmes biologiques du nouvel hybride arabusta, et également les conséquences des effets génomiques au niveau tétraploïde sur ses caractéristiques. Dans le contexte évolutif des caféiers cultivés, les possibilités de restauration de fertilité de l'arabusta seront discutées, ainsi que l'apport des flux de gènes entre *Coffea* pour l'amélioration ;
- la conclusion fera ressortir la synthèse des résultats et présentera une vision d'ensemble d'utilisation des arabusta ainsi qu'une orientation nouvelle de programme de recherche basé sur l'arabusta *lato sensu*.

Chapitre I

- PRESENTATION DES CAFEIERS

- A. Le complexe multispécifique des caféiers
- B. Les relations phylogénétiques entre espèces
- C. Les hybrides interspécifiques avec *C. arabica*
- D. L'historique des arabusta *lato sensu*

A. Le complexe multispécifique des caféiers.

La variabilité des caféiers est organisée autour de trois types de "gene pool" plus ou moins lointains qui, selon la terminologie de Harlan (1971), comprendraient pour chaque population d'un taxon :

- le pool génique primaire à l'intérieur duquel se produisent des hybridations sans stérilité ;
- le pool secondaire formé de l'ensemble des espèces susceptibles de se croiser avec la population considérée malgré quelques stérilités ;
- le pool tertiaire regroupe toutes les plantes pouvant s'hybrider avec beaucoup de difficultés avec la population considérée ; il fait appel parfois à des méthodes artificielles de récupération d'hybrides.

Les caféiers forment un groupe très polymorphe d'espèces, dont les populations sauvages sont rarement homogènes. Les individus sont hétérozygotes par suite de l'auto-incompatibilité des espèces diploïdes ou d'un taux non négligeable d'allogamie chez l'espèce autofertile *C. arabica*.

L'isolement reproducteur des espèces de caféiers n'est pas total. Au sens de Pernès et Lourd (1984) à l'intérieur du complexe multispécifique des caféiers se réalisent des transferts de matériel génomique entre espèces grâce aux hybridations naturelles. Celles-ci se produisent dès lors que plusieurs espèces, en contact dans la même niche écologique forestière, en collection, ou encore en plantation plurispécifique, fleurissent ensemble pour s'inter-polliniser. Les possibilités de croisements entre espèces sont favorisées par la dissémination du pollen et des graines. Les degrés de proximités géographiques et taxonomiques contrôlent les flux de gènes d'une espèce dans une autre. La conception d'espèce "pont" a été également envisagée par Pernès et Lourd, (1984) comme intermédiaire pour des échanges génétiques entre espèces séparées de caféiers.

1. Les divisions taxonomiques des caféiers

Depuis la création du genre *Coffea* L. par Linné en 1753 (cité par Chevalier, 1929), les divisions taxonomiques des caféiers faites par les botanistes ont reposé essentiellement sur les

descriptions morphologiques et les aires naturelles de distribution. La classification n'a pas cessé d'évoluer par suite des découvertes de nouveaux taxons.

Chevalier en 1929 a commencé le regroupement systématique des caféiers qu'il a affiné ensuite plusieurs fois : en 1940, 1942, puis 1947. Sa dernière classification (Chevalier, 1947) parfois utilisée aujourd'hui, dissocie le genre *Coffea* des genres voisins : *Psilanthus* et *Psilanthopsis*. Elle conserve la division faite en 1942 des *Coffea* en deux sections suivant la provenance géographique : *Eucoffea* pour les caféiers d'Afrique, et *Mascarocoffea* pour les espèces malgaches et des îles Mascareignes.

La section des *Eucoffea* de Chevalier (1947) comprend cinq sous-sections dans lesquelles nous citerons les principales espèces des collections de Côte-d'Ivoire dont la plupart sont utilisées dans cette étude :

- sous-section *Erythrocoffea* : *C. arabica* L., *C. canephora* Pierre, *C. congensis* Froehner, et *C. eugenioides* Moore ;
- sous-section *Pachycoffea* : *C. liberica* Hiern, *C. dewevrei* DeWild et Dur. ;
- sous-section *Nanocoffea* : *C. humilis* Chevalier, *C. brevipes* Hiern ;
- sous-section *Melanocoffea* : *C. stenophylla* Don. ;
- sous-section *Mozambicoffea* : *C. pseudozanguebariae* Bridson, *C. costatifructa* Bridson, *C. sessiliflora* Bridson, *C. racemosa* Lour., *C. salvatrix* Swynn. et Phill..

La section des *Mascarocoffea* (Chevalier, 1947) rassemble une cinquantaine d'espèces définies en sept séries mises en collection à Madagascar. Celles-ci ont été étudiées par Charrier (1978) et Rakotomalala (1992).

Plus tard Leroy (1967, 1971, 1982) a compartimenté le complexe multispécifique des caféiers en trois genres : *Psilanthus*, *Nostolachma*, et *Coffea*. Le genre *Coffea* est aussi divisé en deux sous-genres : *Coffea* et *Baracoffea*. Le sous-genre *Coffea* regroupe deux grands ensembles géographiques nommés par Chevalier : les *Eucoffea* en Afrique et les *Mascarocoffea* à Madagascar et dans ses îles voisines de l'Océan Indien.

Tableau 1 : Classification des caféiers d'après Bridson (1987)

caractéristiques florales	genre <i>Coffea</i> anthères et stigmates excertes, styles longs	genre <i>Psilanthus</i> anthères et stigmates inclus, styles courts
fleurs axillaires à développement monopodial	sous-genre <i>Coffea</i> (plus de 80 taxons)	sous-genre <i>Psilanthus</i> (1 taxon)
fleurs terminales à développement sympodial prédominant	sous-genre <i>Baracoffea</i> (7 taxons)	sous-genre <i>Afrocoffea</i> (20 taxons)

La dernière taxonomie adoptée par Bridson et Verdcourt (1988) s'inspire de la classification de Leroy, mais réduit à deux le nombre de genres : *Coffea* et *Psilanthus*, qui sont tous les deux respectivement divisés en deux sous-genres (tableau 1). Le sous-genre *Coffea* de Bridson (1987) rassemble le genre *Coffea* défini par Chevalier (1947) constitué des *Eucoffea* et des *Mascarocoffea*, auquel s'ajoute le sous-genre *Psilanthopsis* de Leroy (1980) dont l'unique représentant devient *C. kapakata*. Cette classification actualisée, que nous adopterons, place les caféiers de notre étude dans le sous-genre *Coffea* du genre *Coffea*.

2. Origine des caféiers

L'origine présumée des caféiers a été décrite par Demarly (1975) et Charrier (1978). La différenciation chromosomique peu poussée entre les *Coffea* africains a conduit ces auteurs à déduire que les caféiers dérivent du même génome de base. Les espèces auraient divergé à partir d'un ensemble de plantes diploïdes ancêtres des caféiers situées dans la région des lacs au Nord du Kenya. Cette zone correspondrait à un centre de diversification du génome du sous-genre *Coffea* où des premières espèces diploïdes allogames se seraient hybridées en participant activement à l'évolution des caféiers. Berthaud (1986) en s'appuyant sur des données biogéographiques et Louarn (1992) grâce aux résultats d'hybridation ont montré leur diversification en trois sections discontinues : *Eucoffea*, *Mozambicoffea*, et *Mascarocoffea* dont la deuxième serait intermédiaire entre les deux autres. Ces sous-ensembles évolutifs diploïdes auraient progressé dans trois directions : l'Ouest (*Eucoffea*), le Sud-Est avec une ramification vers le Mozambique (*Mozambicoffea*) et une autre vers Madagascar

(*Mascarocoffea*). Seule l'espèce tétraploïde *C. arabica* s'est détachée vers le Nord des autres caféiers à partir de la région du Kenya en colonisant les régions d'altitude.

Leroy (1982) pense que leur radiation se serait faite à partir d'un *proto-coffee* dépourvu de caféine. Dans les *Coffea*, selon les teneurs en caféine, les *Mozambicoffea* occupent aussi une position intermédiaire entre les *Eucoffea* et les *Mascarocoffea* d'après les études palynologiques (Lobreau-Callen et Leroy, 1980), et les arguments de Louarn (1992) sur la teneur en caféine. Ce dernier auteur penche pour un centre d'origine des *Coffea* situé au crétacé supérieur dans la zone littorale qui allait devenir la côte Est-africaine le long du canal du Mozambique avant la dislocation du Gondwana. Deux lignées de caféiers se seraient ensuite différenciées : les *Mascarocoffea* (sans caféine) auraient colonisé la région Malgache, et les *Mozambicoffea* (contenant de la caféine) se seraient implantés sur le continent africain. La transgression vers les *Eucoffea* et *C. arabica* ayant pu se faire par la suite à partir de *C. eugenioides* comme dans les hypothèses de Demarly (1975) et Charrier (1978).

Même si ce schéma reste valable, l'argument de la présence ou l'absence de caféine n'est pas prépondérant dans la conception de centre d'origine. En effet : i) il existe des *Mozambicoffea* sans caféine tel le *C. pseudozanguebariae* (Hamon *et al.*, 1984) et à l'inverse plusieurs espèces de *Mascarocoffea* contiennent de la caféine (Clifford *et al.*, 1991, Rakotomalala, 1992) ; ii) la teneur en caféine, caractère quantitatif très variable dépendant de facteurs polygéniques (Charrier et Berthaud, 1975 ; Le Pierrès, 1987a), n'est pas fixe dans un groupe donné. Les caféiers à caféine appartiennent aux groupes botaniques évolués (sans que l'on puisse affirmer que tous les caféiers sans caféine soient restés primitifs), puisqu'ils dérivent de *Proto-coffee* sans caféine. Le caractère a été obligatoirement acquis à partir d'une première mutation d'un gène impliqué dans la chaîne métabolique de la caféine. Sans doute aléatoire, une mutation "caféine" aurait pu apparaître dans n'importe quel groupe de *Coffea*, puis aurait été modifiée par interaction avec d'autres mutations "caféine" ultérieures (multialléliques et/ou polygéniques). Les caractéristiques de teneur seraient la conséquence d'une évolution propre à chaque espèce dans son biotope où la sélection pour l'adaptation a sûrement joué un rôle. Des variations similaires ont été rapportées pour d'autres composants que la caféine par Anthony *et al.* (1993), tels l'acide chlorogénique (Clifford *et al.*, 1989), des mozambiosides (Prewo *et al.*, 1977), des mascarosides (Rakotomalala, 1992) et théobromine (Rakotomalala *et al.*, 1992). Les auteurs concluent que les évolutions différentes entre plantes

de l'Ouest et celles de l'Est n'ont pas modifié qualitativement les composés biochimiques, mais seulement quantitativement. Les différences de la teneur en caféine des graines coïncident avec les modifications de l'environnement de part et d'autre de la dorsale Est africaine. L'évolution de la flore sur 30 millions d'années en arrière étudiée par White (1979) a permis de mettre en évidence des particularités de ressemblance entre plantes de chaque côté du rift. Les similarités dans la flore de l'Ouest auprès du Lac Victoria (région guinéo-congolaise) sont de 10,1 %, alors qu'elles ne sont plus que de 2,4 % sur la côte Est. Les fortes teneurs ont probablement eu un avantage sélectif pour étendre leurs aires de distribution, notamment grâce à la répulsion aux attaques d'insectes dans des zones écologiques chaudes et humides de basse altitude en Afrique de l'Ouest et du Centre. La coïncidence des faibles teneurs limitées aux caféiers adaptés à la sécheresse à cycle court laisserait-elle supposer une différence de temps d'accumulation de la caféine dans les fruits ?

Les dernières approches de Cros (1994) font valoir une répartition naturelle des espèces de *Coffea* sur trois zones biogéographiques qui correspondent à l'origine de la plupart des espèces actuelles : une large zone d'Afrique occidentale et centrale à l'Ouest de la dorsale du Kivu, l'Afrique de l'Est, et la région des Iles africaines de l'Océan Indien. L'étude des variations chloroplastiques a montré que l'actuelle dorsale du Kivu et sa bordure Ouest présentent le maximum de chlorotypes différents. Les espèces *C. arabica*, *C. eugenioides*, *C. sp.* Moloundou faisant partie de la même clade sont endémiques de deux zones de diversification l'une au Nord du Kenya, et l'autre le long de la bordure Atlantique du bassin de l'Afrique équatoriale.

3. Les ressources génétiques des caféiers

a. Les répartitions géographiques des espèces naturelles

Le sous-genre *Coffea* possède une répartition géographique naturelle dans la zone forestière d'Afrique continentale, de Madagascar et des îles Mascareignes (figure 1). Trois grandes régions écoécologiques sont actuellement considérées en rapport avec les considérations de White (1979) :

- Afrique de l'Ouest et du Centre allant de la façade Atlantique jusqu'à la partie centrale du Continent jusqu'à la dorsale du rift où se rencontrent les espèces typiques de basse altitude

suivantes : *C. canephora*, *C. liberica* (au sens large comprenant le taxon *C. dewevrei*), *C. stenophylla*, *C. congensis*, *C. humilis*, et *C. brevipes* ;

- Afrique de l'Est comprenant des zones hétérogènes de climat et d'altitude variées situées entre la dorsale Est-africaine et l'Océan Indien. L'Est abrite les *Mozambicoffea* (*C. fadenii*, *C. mufindiensis*, *C. pseudozanguebariae*, *C. sessiliflora*, *C. salvatrix*, *C. racemosa*, *C. sp.* décrites par Bridson (1994) comprenant les ex-*C. zanguebariae*, et au Nord de la zone des *Eucoffea* d'altitude (*C. eugenioides*, et *C. arabica*) ;
- Madagascar, les îles Mascareignes et l'archipel des Comores où se sont différenciés plus de 50 taxons.

b. La constitution des collections

Les collections de caféiers ont connu une grande évolution depuis les premières collectes axées principalement sur les espèces cultivées (Chevalier, 1929 ; Cramer, 1957). Les plus anciennes collections de caféiers situées à Turrialba au Costa-Rica, à Campinas au Brésil, à Bogor en Indonésie, et à Chikmagalur en Inde sont implantées en dehors de l'aire naturelle de distribution des *Coffea*. Elles renferment essentiellement l'espèce cultivée : *C. arabica* représentée surtout par ses principaux mutants (Carvalho, 1959). Les plus récentes collections ont été établies dans l'espace africain de l'aire d'origine des espèces : Cameroun, Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Madagascar et Côte-d'Ivoire (Charrier, 1980, Anthony, 1991).

La création des collections actuelles de caféiers en Côte-d'Ivoire remonte à 1963, à partir de travaux commencés en 1931 par Portères (IFCC, 1963). Avant les années 1960 elles étaient composées principalement de :

- de caféiers cultivés : *C. arabica* (lignées) et de *C. canephora* (populations améliorées "robusta" et "kouilou") introduits à partir des autres collections ,
- de matériel sauvage, ou partiellement sauvage : *C. canephora*, *C. liberica* et *C. stenophylla*, collecté par Portères en Afrique de l'Ouest (Portères, 1961) ;
- et des premières acquisitions de *C. arabica* spontanées prospectées par une mission FAO de 1964 en Ethiopie (FAO, 1969).

De 1966 à 1987, l'ORSTOM avec la participation de plusieurs organismes (Muséum, IRCC, IBPGR, CEE) a organisé des missions de prospection et de collecte des caféiers

PRESENTATION DES CAFEIERS

sauvages qui ont considérablement enrichi les collections de Côte-d'Ivoire avec l'apport de plus de 8000 génotypes (Berthaud et Charrier, 1987 ; Anthony, 1991). Le matériel prospecté, représentant une vingtaine de taxons mis en collections de conservation en Côte-d'Ivoire, provient de huit pays (tableau 2). Les espèces d'altitude : *C. arabica* et *C. eugenioides* sont installées à Man en altitude au Tonkoui (1180 m), tandis que toutes les autres espèces constituent la collection de basse altitude à Divo (100 m).

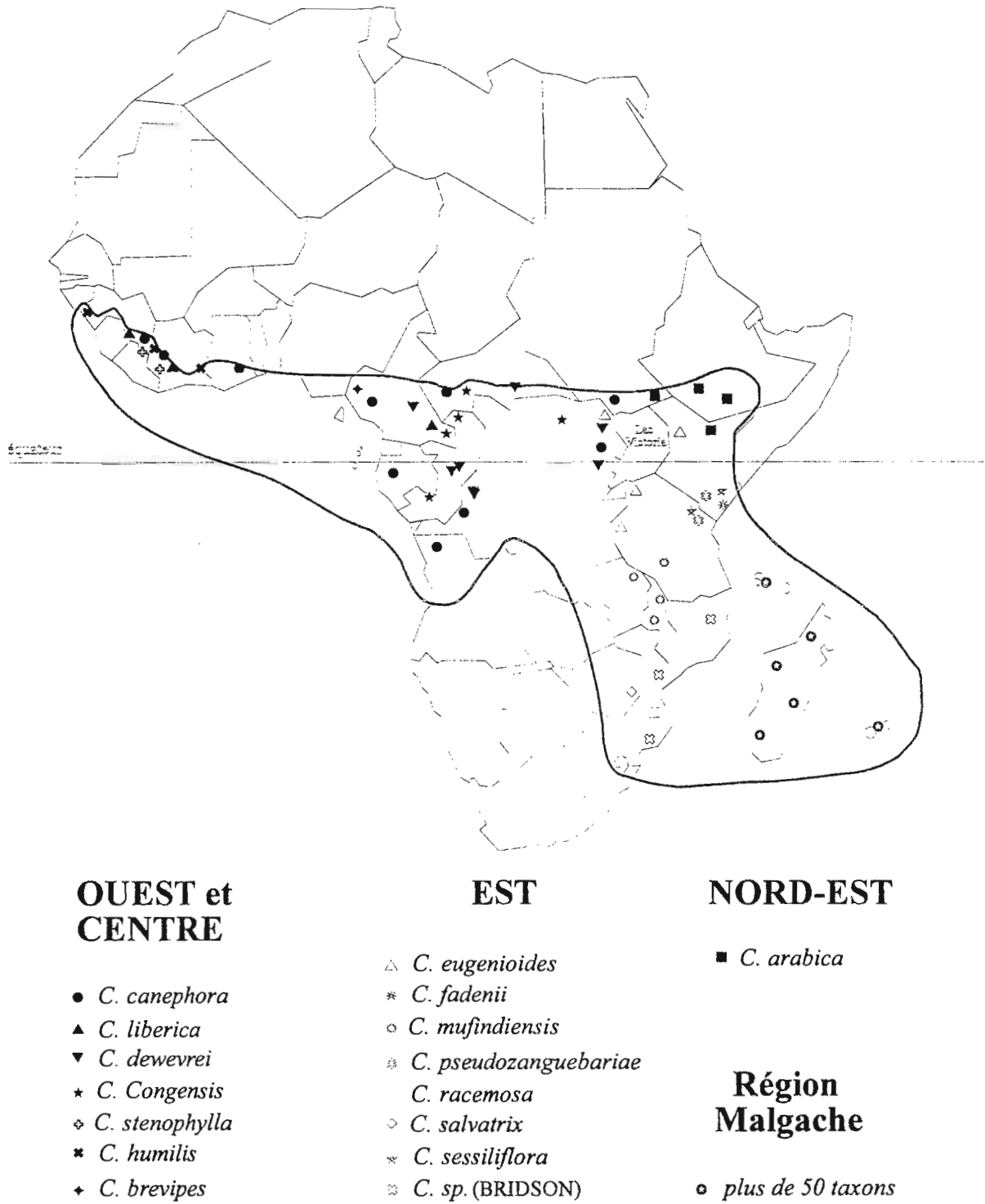


Figure 1 : Localisation des populations collectées des principales espèces de caféiers (genre *Coffea*, sous-genre *coffea*)

PRESENTATION DES CAFEIERS

Tableau 2 : Les espèces issues de prospections et mises en collection en Côte-d'Ivoire

Pays prospectés	Années	Espèces	Sources
Afrique de l'Ouest	1931 à 1963	- <i>C. canephora</i> - <i>C. liberica</i> - <i>C. stenophylla</i>	Portères (IFCC, 1961)
Ethiopie	1964	- <i>C. arabica</i>	FAO, 1969
Ethiopie	1966	- <i>C. arabica</i>	Guillaumet et Hallé, 1967
Centrafrique	1975	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i>	Berthaud et Guillaumet, 1978
Kenya	1977	- <i>C. arabica</i> - <i>C. eugenioides</i> - <i>C. pseudozanguebariae</i> - <i>C. sessiliflora</i> - <i>C. fadenii</i>	Berthaud <i>et al.</i> , 1980
Côte-d'Ivoire	1975-89	- <i>C. canephora</i> - <i>C. liberica var. liberica</i> - <i>C. humilis</i> - <i>C. stenophylla</i>	Berthaud, 1986 Le Pierrès <i>et al.</i> , 1989a
Tanzanie	1982	- <i>C. pseudozanguebariae</i> - <i>C. sessiliflora</i> - <i>C. mufindiensis</i> - <i>C. sp.F</i>	Berthaud <i>et al.</i> , 1983
Cameroun	1983	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i> - <i>C. brevipes (=C. staudii)</i> - <i>C. species (4 taxons)</i>	Anthony <i>et al.</i> , 1985
Congo	1985	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i> - <i>C. species (3 taxons)</i>	de Namur <i>et al.</i> , 1987
Guinée	1987	- <i>C. canephora</i> - <i>C. liberica var. liberica</i> - <i>C. humilis</i> - <i>C. stenophylla</i>	Le Pierrès <i>et al.</i> , 1989a

B. Les relations phylogénétiques entre espèces

1. Les recherches des affinités biologiques des espèces

Les classifications botaniques ont été complétées par des études sur la structure du sous-genre. Les premières informations concernant : i) la répartition des sites d'origine des espèces (Thomas, 1942 ; Hille Ris Lambert cité par Cramer, 1957) ; ii) les séries de complexité florales montrant la différenciation des inflorescences (Lebrun, 1941) ; et iii) les taux de réussite et les analyses des hybrides interspécifiques artificiels (Cramer, 1957, Carvalho et Monaco, 1968) ont permis de préciser les affinités biologiques entre les espèces.

Une synthèse sur les relations géniques entre les caféiers africains a été présentée par Louarn (1992) sur les espèces diploïdes de base. Les résultats concernent la génétique des caféiers cultivés, les affinités taxinomiques des espèces, et l'essai de compréhension de l'origine probable de *C. arabica* la seule espèce polyploïde du complexe.

L'hybridation de *C. arabica* avec les autres espèces a été évoquée par Cramer (1957), Carvalho et Monaco (1968), Sybenga (1960) et Charrier (1978). Les résultats concordent pour montrer que *C. arabica* peut être croisée avec toutes les autres espèces africaines. Cependant les affinités privilégiées avec certaines espèces diploïdes ont conduit ces auteurs à supposer que *C. arabica* pourrait être le résultat d'un croisement (par exemple *C. eugenioides* x *C. congensis*, ou *C. eugenioides* x *C. canephora*) et d'une duplication chromosomique, puis une différenciation. La vérification de cette hypothèse a été tentée par des techniques de comparaison analytique, faisant appel à la cytologie, la biochimie, la chimie, l'étude approfondie des méioses et des fertilités des hybrides.

L'analyse des caryotypes par Bouharmont (1959) montre une parenté étroite entre toutes les espèces (qui autoriserait les hybridations), mais ne permet pas de faire des rapprochements privilégiés entre espèces. Etant donnée la faible différence entre les espèces, cet auteur a construit un idiogramme moyen du génome *Coffea* (figure 2). Les chromosomes de *Coffea* sont en général petits, la taille du plus grand ne dépassant pas 2,41 μ .

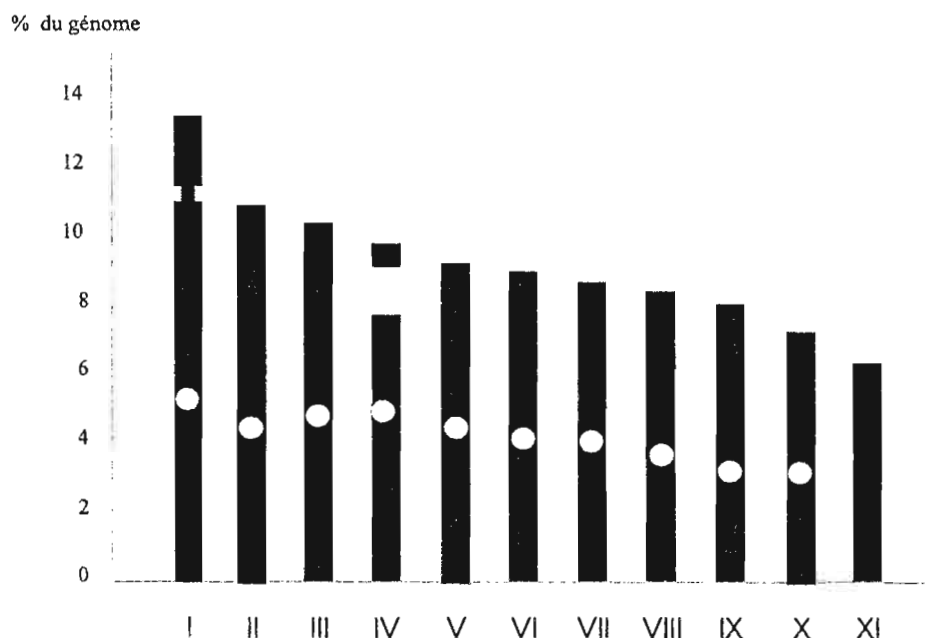


Figure 2 : Idiogramme moyen du génome *Coffea* (Bouharmont, 1959).

La diversité des caféiers pour la quantité d'ADN par noyau (qADN exprimée en pg) montre quelques différences de taille de génome entre les espèces. La quantité globale varie de 0,93 à 1,61 pg chez les espèces diploïdes pour atteindre 2,47 pg chez l'espèce tétrapoïde *C. arabica* (Cros *et al.*, 1993). Les faibles qADN ont été remarquées dans trois espèces d'Afrique de l'Est : *C. sessiliflora* (1,00 pg), *C. pseudozanguebariae* (1,12 pg) et *C. racemosa* (0,93 pg). Les plus fortes qADN sont trouvées dans trois espèces d'Afrique de l'Ouest et du Centre : *C. humilis* (1,61), *C. liberica* (1,59 pg) et une espèce indéterminée *C. sp.* Moloundou (1,60 pg). Les qADN intermédiaires entre ces deux groupes concernent les génomes des autres espèces : *C. stenophylla* (1,28 pg), *C. eugenioides* (1,36 pg), *C. canephora* (1,46 pg), *C. congensis* (1,53 pg). La qADN des chromosomes de *C. arabica*, sensiblement double de celle du groupe intermédiaire, est très variable.

Les analyses électrophorétiques d'activités enzymatiques (Berthou *et al.*, 1980), ou des ADN chloroplastiques et mitochondriaux par des enzymes de restriction (Berthou *et al.*, 1983), montrent par contre la proximité biologique de *C. arabica* avec les trois espèces diploïdes : *C. eugenioides*, *C. congensis* et *C. canephora*. Ces espèces diploïdes ont indéniablement des homologies génomiques avec *C. arabica* (tableau 3) :

- *C. arabica* et *C. eugenioides* ont une proximité génétique forte avec deux types d'ADN identiques ;

PRESENTATION DES CAFEIERS

- *C. arabica*, *C. eugenioides*, et *C. congensis* se ressemblent par l'ADN chloroplastique ;
- *C. congensis* et *C. canephora* ont en commun le même ADN mitochondrial ;
- le caféier de la Nana, supposé avoir plus d'affinité avec *C. congensis* que *C. canephora*, est en réalité un véritable *C. canephora*.

Tableau 3 : Les homologies entre ADN cytoplasmiques des caféiers
(adapté de Berthou *et al.*, 1983)

espèces	cod	04	01	03	NA	02	05	05'	PE
<i>C. sp. Moloundou</i>	Mo	≡ ≡	≡ ≡	≠ ≡	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
<i>C. eugenioides</i>	04		≡ ≡	≠ ≡	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
<i>C. arabica</i>	01			≠ ≡	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
<i>C. congensis</i>	03				≡ ≠	≡ ≠	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
caféiers de la Nana	NA					≡ ≡	≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
<i>C. canephora</i>	02						≠ ≠	≠ ≠	≠ ≠
<i>C. liberica</i>	05							≠ ?	≠ ≠
<i>C. dewevrei</i>	05'								≠ ≠
<i>Psilanthus ebract.</i>	PE								

m c	}	m : ADN mitochondriaux	}	identiques ≡
		c : ADN chloroplastiques		ou différents ≠

Plus récemment les études d'ADN chloroplastiques de Cros (1994) ont montré l'organisation du sous-genre *Coffea* en six clades. Le quatrième clade qui réunit trois espèces : *C. arabica*, *C. eugenioides* et *C. sp. Moloundou* confirme l'affinité de *C. arabica* avec *C. eugenioides*, et une possible parenté avec un nouvelle espèce *C. sp. Moloundou* (originaire du Cameroun) qui a un mode de reproduction à autogamie préférentielle. Ces derniers résultats permettent d'affirmer la liaison très proche de *C. arabica* avec deux espèces diploïdes d'Afrique de l'Est et d'Afrique centrale. Toutefois pour le moment la précision de l'origine auto ou allotétraploïde de *C. arabica* est restée vaine par ces études.

La similarité génétique de *C. canephora*, *C. congensis* et *C. eugenioides* est confirmée par le haut niveau de fertilité de leurs hybrides interspécifiques, tandis que les combinaisons

interspécifiques de ces trois espèces avec *C. liberica* ou *C. dewevrei* sont nettement plus stériles (Ram *et al.*, 1981 ; Louarn, 1992). Louarn (1992) cite par exemple sur les hybridations réalisées en Côte-d'Ivoire :

- la fertilité normale des congusta (*C. canephora* x *C. congensis*) ;
- la fertilité variable non négligeable (de 10 à 50 %) des F1 *C. canephora* x *C. eugenioides* ;
- une fertilité faible inférieure à 10 % chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides* ;
- une quasi-stérilité des *C. liberica* ou *C. dewevrei* croisés par *C. eugenioides*.

Toutefois, Ram et Sreenivasan (1981) dans une étude de teneurs en composants biochimiques de feuilles de plusieurs espèces diploïdes et de *C. arabica* révèlent des résultats partiellement contradictoires avec les conclusions tirées à partir des réussites des hybridations par Carvalho et Monaco (1968), et Charrier (1978). *C. arabica* aurait une étroite similitude avec *C. stenophylla*, *C. congensis*, assez forte avec *C. liberica*, et plus faible avec *C. eugenioides*. Cette même étude, souligne également la très forte ressemblance de *C. arabica* avec l'hybride *C. liberica* x *C. eugenioides*, et les auteurs supposent qu'un hybride spontané de ce type devenu allotétraploïde aurait pu être à l'origine de *C. arabica*.

2. Les hybridations interspécifiques naturelles des caféiers

Les hybrides les plus anciennement cités au début du siècle, tant entre espèces diploïdes qu'entre *C. arabica* et les autres caféiers, sont naturels, trouvés en plantations. Leurs descriptions sont très nombreuses dans la littérature et rapportées dans plusieurs lieux historiques de culture du café : Indonésie (Cramer, 1957), Brésil (Krug et Carvalho, 1941 ; Carvalho et Monaco, 1968), Inde (Sybenga, 1960), Afrique (Portères, 1937), et les îles de l'Océan Indien (Coste, 1955). Le matériel récent ramené des prospections dans l'habitat naturel des caféiers en Afrique, nous a permis d'isoler des hybrides spontanés tels des F1 *C. dewevrei* x *C. canephora* parmi des plants *C. dewevrei* de la région de Bangassou en Centrafrique (non publié), un Congusta parmi des *C. congensis* de l'île de Louma en Centrafrique (Anthony et Le Pierrès, 1987), et des formes intermédiaires entre les deux espèces *C. pseudozanguebariae* et *C. sessiliflora* sympatriques à Shimba au Kenya (Hamon *et al.*, 1984). Des formes hybrides entre taxons malgaches sont également citées (Charrier,

PRESENTATION DES CAFEIERS .

1978). Cette liste limitée aux caféiers les plus étudiés, est sûrement exhaustive avec l'extension des recherches.

Généralement les hybrides interspécifiques de caféiers, ayant des problèmes de fertilité, sont instables en descendance. Cependant dès leur découverte, grâce au clonage, les hybrides les plus fertiles et les plus vigoureux, ont été pressentis pour se substituer aux espèces cultivées fragiles en culture comme l'arabica (Cramer, 1957), ou du moins pour faire l'introggression de caractères d'une espèce sauvage chez les caféiers cultivés.

C. Les hybrides interspécifiques avec *C. arabica*

La figure 3 illustre les différentes possibilités d'obtention des hybrides avec *C. arabica* en fonction des niveaux de ploïdie et des rapports de dosage génomique. *C. arabica* est supposée à comportement diploïde (Grassias et Kammacher, 1975 ; Walyaro, 1983).

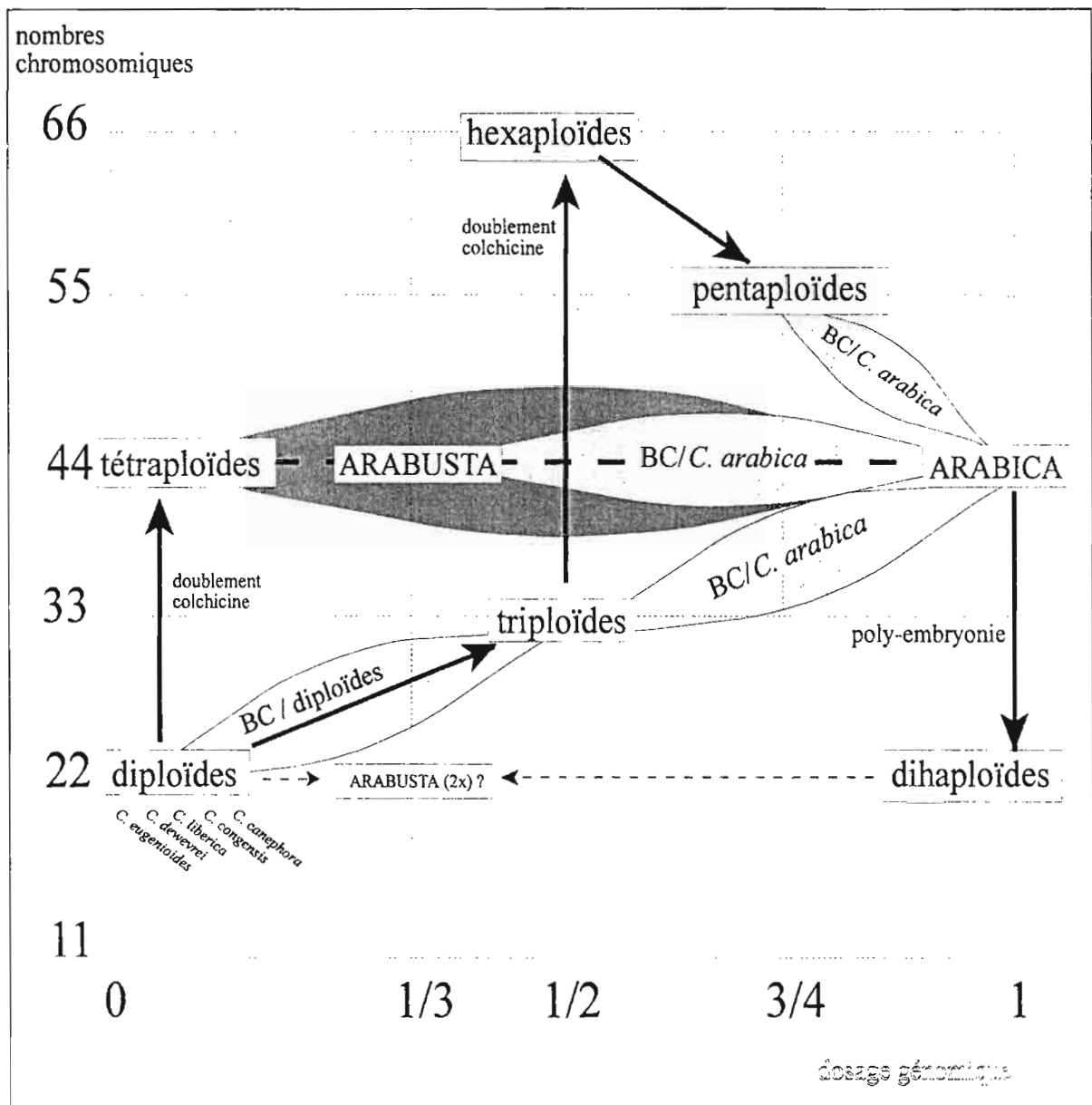


Figure 3 : Présentation des variations de dosage génomique *C. arabica* (en abscisse) et des niveaux de ploïdie (en ordonnée) dans les hybrides interspécifiques F1 de *C. arabica* et de leurs descendance inter-arabusta et backcross (BC).

1. Les formes allopolyploïdes F1

Les croisements spontanés entre *C. arabica* et les caféiers diploïdes donnent normalement des hybrides triploïdes lorsque le parent maternel est *C. arabica*. Les croisements réciproques sont très difficiles à réaliser. Les triploïdes ont la particularité d'être issus de graines à albumen défectueux. Ils sont généralement vigoureux, mais affectés d'une très faible fertilité. Aux côtés des hybrides naturels F1 triploïdes apparaissent de temps en temps des hors types tétraploïdes auxquels peuvent encore s'ajouter des aneuploïdes et des pentaploïdes. Les tétraploïdes sont alors le résultat de la fécondation d'un ovule de *C. arabica* par un gamète mâle à 22 chromosomes (diplogamète) contenant un double-génome de caféier diploïde.

Les hybrides F1 triploïdes n'étant pas utilisables directement en culture à cause de leur stérilité, la création artificielle de structures polyploïdes particulières F1 avec *C. arabica* a été entreprise pour l'amélioration des caféiers (Cramer, 1957 ; Sybenga, 1960 ; Carvalho et Monaco, 1968 ; Capot *et al.*, 1968 ; Van Der Vossen, 1973 ; Demarly, 1975). La recherche a débouché sur la réalisation de lignées d'addition ou de substitution servant au rétablissement de la fertilité telles qu'elles ont été présentées par Charrier et Bernard (1981). Les premières formes polyploïdes F1 fertiles créées sont :

- hexaploïdes issues du doublement chromosomique des triploïdes (Berthaud, 1977 ; Le Pierrès et Anthony, 1980) ;
- tétraploïdes obtenues par le croisement de *C. arabica* par un diploïde tétraploïdisé (Capot, 1972).

2. Les formes introgressives

Le développement des formes introgressives est justifié par la fertilité imparfaite des hybrides F1 précédents qui sont affectés d'une mauvaise régularité méiotique. Leur restauration de fertilité se fait par des rétrocroisements - généralement avec *C. arabica*.

Ce sont souvent les formes tétraploïdes qui sont les plus utilisées comme relais de transferts génétiques de caractères intéressants des espèces diploïdes dans *C. arabica*. Les pays de culture de l'arabica comme le Brésil, l'Inde et le Kenya ont largement intégré ces

formes dans leurs schémas de sélection pour introgresser des résistances ou des tolérances aux rouilles (principalement *Hemileia vastatrix*) et/ou à l'antracnose des baies (ou CBD = coffee berry disease due à *Colletotrichum coffeanum* Noak récemment dénommé en 1993 par Waller *et al.* *Colletotrichum kahawae* sp. nov.) (Monaco et Carvalho, 1975 ; Srinivasan et Vishveshwara, 1980 ; Owuor et Van Der Vossen, 1981 ; Charrier, 1982 et 1985 ; Sreenivasan, 1985). La variété ICATU du Brésil, obtenue après 4 ou 5 rétrocroisements, constitue un bon exemple montrant le rétablissement d'une bonne fertilité associé à des résistances aux rouilles (Carvalho, 1982). Des résistances aux déprédateurs tels les nématodes (Anzueto *et al.*, 1993) et aux mineuses des feuilles (Guerrero Filho, 1994) sont également envisagées.

Les rétrocroisements des hexaploïdes par *C. arabica* donnent des hybrides pentaploïdes. Selon nos observations, des pentaploïdes de la combinaison avec *C. arabica* x *C. canephora* sont très hétérogènes (données non publiées). Cependant les meilleurs pieds à fertilité moyenne et vigueur satisfaisante permettent de récolter davantage de café que sur les *C. arabica* en basse altitude avec une bonne qualité organoleptique et un rendement en café marchand proche de celui de *C. arabica*. Bien qu'ils apportent un progrès d'adaptation à la basse altitude par rapport au parent *C. arabica*, leurs caractéristiques trop marquées avec ce parent n'autorisent pas leur développement pour la basse altitude. Les lignées d'addition 5x (issues de rétrocroisement de l'hybride 6x par *C. arabica*) sont très instables puisque les observations à Divo ont montré que leurs descendances très hétérogènes sont composées d'une proportion importante d'individus aneuploïdes anormaux et stériles. Ces faits confirment l'irrégularité des méioses observée par Lanaud et Zickler (1980) dans l'étude de deux hybrides pentaploïdes de deuxième génération issus de la combinaison *C. arabica* x *C. resinosa*.

Les hybrides triploïdes, quasi stériles, donnent en rétrocroisement des descendances très hétérogènes dont une grande partie est aneuploïde (Orozco et Cassalet, 1975 ; Orozco, 1976). Plusieurs rétrocroisements suivis de sélection en Colombie ont permis à Orozco (1989) d'avoir dès la 3ème génération des formes *C. arabica* parfaitement équilibrées et qui ont intégré les résistances à *Hemileia vastatrix*.

Des échanges naturels de gènes peuvent s'effectuer entre *C. arabica* et les diploïdes après plusieurs rétrocroisements par *C. arabica* conduisant à des formes rétrocroisées fertiles, bien adaptées à un milieu donné, vigoureuses et résistantes. Ainsi s'est créé vers 1927 à Java l'hybride de Timor par hybridation avec *C. canephora* sans que l'on connaisse exactement son

origine (Cramer, 1957). L'hybride de Timor reste encore pratiquement la seule forme naturelle introgressée *C. arabica* qui s'avère une source de résistance exceptionnelle aux rouilles (Bettencourt, 1984). Il entre dans la plupart des schémas d'amélioration de l'arabica, axés sur l'acquisition de résistances aux rouilles et aussi du CBD. Il est à l'origine de plusieurs cultivars homogènes créés au Brésil (Carvalho, 1982), ou de populations composites à variabilité réduite en Colombie (Moreno Ruiz et Castillo Zapata, 1984 ; Moreno Ruiz, 1989). Les nouvelles formes *C. arabica* introgressées, indemnes de *Hemileia vastatrix*, découvertes récemment en Nouvelle-Calédonie offrent de nouvelles sources de résistance à la rouille (Charmetant et Le Pierrès, 1991).

D. L'historique des arabusta lato sensu

Cette partie rassemble les principales informations bibliographiques concernant la découverte des hybrides tétraploïdes du type arabusta (suivant l'ordre chronologique de leur création) et le développement particulier de l'arabusta en Côte-d'Ivoire.

1. La découverte des formes 4x dans le monde

Les principales formes hybrides interspécifiques de *C. arabica* ont été décrites dans la littérature. Le tableau 4 récapitule la chronologie de la découverte des principaux arabusta *l. s.* dont on est sûr qu'ils sont des hybrides F1 tétraploïdes issus de *C. arabica*. Bien que les autres formes hybrides (triploïdes, descendance d'hybrides) sont très intéressantes et nombreuses, ils ne seront pas reportés sur cette liste pour éviter les confusions avec les tétraploïdes. Leur histoire remonte maintenant à un siècle.

1) "l'hybride kalimas"

C'est le plus ancien hybride interspécifique de *C. arabica* connu. Trouvé à Java, il est aussi le premier hybride interspécifique du caféier décrit à travers le monde. Sa découverte par Dessauvage dans l'état de Kalimas en Indonésie remonte à 1886 (Cramer, 1957). Il a été repéré en pépinière dans des descendance de *C. arabica* récoltés dans une plantation mixte où se trouvaient des pieds de *C. liberica*. Ses particularités intéressantes de rusticité sur sol pauvre, et de résistance à *Hemileia* ont favorisé son développement en plantation pour remplacer l'arabica. Il a été multiplié par greffage pour plantation sur de grandes surfaces (350 ha en 1908 et 1909), et cultivé jusqu'en 1918. Son phénotype était intermédiaire, mais ses feuilles avaient un phénotype liberica, tandis que ses fruits ressemblaient davantage aux cerises d'arabica. Il correspondait bien à un croisement spontané *C. arabica* x *C. liberica*. Le café de cet hybride, avec plus de corps que celui du Liberica tout en ayant l'arôme de l'Arabica, avait un bon goût. Les rendements étaient modestes : 600 kg/ha, mais ses qualités technologiques étaient acceptables (29,5 % de rendement en café marchand et 32 % de grains caracolis).

Tableau 4 : Chronologie de la découverte des hybrides F1 4x : arabusta *l. s.* dans le monde.

dates création pays	noms des hybrides	combinaisons (femelle x mâle)	créateurs	références
1885 Indonésie	kalimas naturel	<i>C. arabica</i> x <i>C. liberica</i>	Dessauvague	Ottolander, 1936 (cité par Cramer, 1957)
1894 Inde	hamilton naturel	<i>C. arabica</i> x <i>C. liberica</i>	Hamilton	Srinivasan et Narasimhaswamy, 1975
1896 Indonésie	kawisari naturel	<i>C. liberica</i> x <i>C. arabica</i>	Everard et S'Jacob	S'Jacob, 1900 (cité par Cramer 1957)
1914 Indonésie	bogor prada naturel	<i>C. canephora</i> x <i>C. arabica</i>		Cramer, 1924
1933 Indonésie	arla contrôlés	<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i>	Hille Ris Lambert	Hille Ris Lambert, 1933 (cité par Cramer, 1957)
1935 Brésil	No 387 naturel	<i>C. arabica</i> x <i>C. dewevrei</i>	Joao de Oliveira	Krug <i>et al.</i> , 1950
1940-50 Brésil	hybride 4x contrôlés	<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i> (4x) <i>C. arabica</i> x <i>C. dewevrei</i> (4x)	Krug	Krug et Mendès, 1940 ; Krug et Carvalho, 1952
1959 Zaïre	hybride 4x contrôlé	<i>C. canephora</i> (4x) x <i>C. arabica</i>	Capot	I.N.E.A.C., 1957-59 (cité par Capot <i>et al.</i> , 1968)
1966-75 Côte-d'Ivoire	arabusta contrôlé	<i>C. canephora</i> (4x) x <i>C. arabica</i>	Capot	Capot <i>et al.</i> , 1968 ; Capot, 1972
1970 Côte-d'Ivoire	arabusta contrôlé	<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i> (4x)	Berthou Berthaud	Berthaud, 1977
1973 Ouganda/Kenya	arabusta contrôlé	<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i> (4x)	Millot, Owuor, Van Der Vossen,	Owuor et Van Der Vossen, 1981
1976 Madagascar	hybrides 4x contrôlés	<i>C. arabica</i> x <i>Mascarocoffea</i> (4x)	Noirot, Lanaud, Rakotomalala	Rakotomalala (cv)
1979 Côte-d'Ivoire	arabusta <i>l. s.</i> contrôlés	<i>C. arabica</i> x <i>Eucoffea</i> (4x) <i>Eucoffea</i> (4x) x <i>C. arabica</i>	Le Pierrès	cette étude

2) l'hybride "hamilton"

L'"hamilton hybrid", décrit par Srinivasan et Narasimhaswamy (1975), est le deuxième arabusta *l. s.* du monde. Il a été découvert en Inde en 1894 par le planteur Hamilton dans l'Etat de Chendrapore. Comme l'hybride kalimas, c'est un hybride naturel, de la même combinaison interspécifique : *C. arabica* x *C. liberica* avec mère *C. arabica*. Quelques uns de ses descendants ont été observés, mais aucun d'eux n'a abouti en sélection, ni été repris dans d'autres générations futures.

3) Le "kawisari"

Vers 1900, Everard et St Jacob (cité par Cramer, 1957) trouvèrent à Java, sur la Station de Kawisari, quatre hybrides tétraploïdes : *C. liberica* x *C. arabica* parmi des fécondations libres de *C. liberica*. Deux hybrides trouvés en pépinière furent appelés "kawisari A" et "kawisari B" ; les deux autres kawisaris "C" et "D" furent identifiés au champ. Moyennement fertiles, ils étaient destinés à remplacer l'arabica détruit par la rouille avant 1900. Un de leur handicap était d'avoir beaucoup de fruits à loges vides.

4) Le "bogor prada"

Découvert en 1914 en Indonésie, c'est le premier hybride tétraploïde avec *C. canephora* femelle. Cramer (1924, cité par Cramer 1957) suppose qu'il a été trouvé dans une descendance libre de *C. canephora*.

5) L'"arla"

Les premiers hybrides contrôlés connus *C. arabica* x *C. canephora*, dénommés "arla" (de arabica et laurina) sont rapportés par Cramer (1957). Ils ont été obtenus en Indonésie par Hille Ris Lambert en 1933 en fécondant *C. arabica* par du pollen de *C. canephora* diploïde. Dans la descendance 3x obtenue, trois pieds hors types présentant une fertilité non négligeable se sont avérés tétraploïdes. Ils sont issus probablement de diplogamètes *C. canephora*. Le pied le plus productif (N°16) n'était pas suffisamment intéressant pour une exploitation agronomique.

6) Le "N° 387"

Cet hybride naturel *C. arabica* x *C. dewevrei* a été trouvé au Brésil en 1935 par Joao de Oliveira. Sa description précise a été donnée par Krug *et al.* (1950) qui lui ont trouvé une bonne vigueur et une fertilité moyenne malgré son autostérilité. Il est caractérisé par une mauvaise régularité de méiose. Les recombinaisons des génomes sont en partie responsables de l'instabilité de ses descendances.

7) Les hybrides 4x contrôlés du Brésil

De 1940 à 1950, Krug au Brésil a réalisé les premières grandes séries d'hybridation interspécifique impliquant *C. arabica* croisée avec des espèces diploïdes tétraploïdisées par la

colchicine. Les combinaisons interspécifiques suivantes ont été obtenues en croisements contrôlés sur *C. arabica* femelle : *C. arabica* x *C. canephora* 4x (Krug et Mendès, 1940) et *C. arabica* x *C. dewevrei* 4x (Krug et Carvalho, 1952).

8) L'"arabusta stricto sensu"

Le premier d'une grande série d'hybrides contrôlés 4x dénommés "arabusta" a été créé en 1959 par Capot au Zaïre (rapports annuels INEAC, 1957-59 cités par Capot *et al.*, 1968). Il est issu de la combinaison *C. canephora* tétraploïdisé x *C. arabica*.

Sa réalisation à grande échelle fut entreprise en Côte-d'Ivoire par le même auteur (Capot *et al.*, 1968 ; Capot, 1972) à l'IFCC entre les années 1966 et 1975. Les arabusta se sont avérés très prometteurs pour l'amélioration de la qualité du café de basse altitude.

L'étude du croisement réciproque a été développée à partir de 1970 par Berthou, puis Berthaud (Berthaud, 1977). La combinaison hybride tétraploïde *C. arabica* x *C. canephora* dénommée arabusta *s. s.* présentait une fertilité imparfaite.

A la même époque en Afrique de l'Est, la tétraploïdisation de *C. canephora* par Millot en Ouganda permit l'obtention simultanée d'arabusta *s. s.* en Ouganda et au Kenya (Van Der Vossen et Owuor, 1980). Le but de ces créations était d'introgresser des résistances à des maladies à l'arabica cultivé.

9) Les hybrides 4x à Madagascar

Réalisés à Madagascar par Noirot, Lanaud et Rakotomalala (Rakotomalala, c. pers.), dans la seconde moitié des années 70, ils représentent les premiers arabusta *l. s.* de plusieurs combinaisons *C. arabica* x *Mascarocoffea* tétraploïdisés. Dans ce pays des doublements chromosomiques furent réalisés sur de nombreuses espèces diploïdes, mais le programme d'obtention des arabusta *l. s.* ne fut pas développé immédiatement.

10) Les "arabusta lato sensu"

Ce programme a débuté en 1979 en Côte-d'Ivoire. Sa réalisation fut poursuivie sur les années 1980 par l'intégration des espèces sauvages collectées et rassemblées en collection de Côte-d'Ivoire. Le matériel hybride constitue la généralisation de l'arabusta s. s. où le *C. canephora* est remplacé par n'importe quel caféier tétraploïdisé du groupe des espèces diploïdes. Les exemples étudiés font partie des combinaisons *C. arabica* x *Eucoffea* 4x dans les deux sens de croisement en exploitant la variabilité naturelle de *C. arabica* d'une part et des espèces diploïdes d'autre part. Les caféiers diploïdes utilisés, décrits au chapitre II, concernent les espèces suivantes : *C. canephora*, *C. congensis*, *C. liberica*, *C. dewevrei*, *C. stenophylla*, *C. sessiliflora*, *C. pseudozanguebariae*, *C. eugenioides*, *C. sp. X*. Ces arabusta l. s. font l'objet de notre étude.

2. L'arabusta s. s. en Côte-d'Ivoire

L'amélioration du café de basse altitude par hybridation interspécifique de *C. arabica*, initiée en 1961 à l'IRCC, a démarré en 1962 avec la duplication chromosomique de *C. canephora*. Son objectif était la production d'un café de qualité ayant plus de goût et moins de caféine que le café local robusta. Réalisées à partir de 1966, les premières hybridations *C. canephora* tétraploïdisé x *C. arabica* ont permis d'installer au champ les premiers arabustas dès 1967 (Capot *et al.*, 1968 ; Capot, 1972). Le matériel hybridé, issu des autotétraploïdes artificiels *C. canephora* "T₀" croisées par des lignées *C. arabica* comme parents mâles, a donné les arabustas de première création. Ces arabustas avaient une fertilité imparfaite (50 à 60 % de graines caracolis et 15 à 20 % de fruits contenant une ou deux loges vides). Ces défauts ont conduit l'IRCC à entreprendre une amélioration de l'arabusta par sélection de géniteurs *C. canephora* 4x à brassés à fertilité supérieure (Capot, 1972). Une vingtaine d'élites de ces géniteurs à fertilité voisine de celle des diploïdes ont servi à créer des "vagues" d'arabusta dont la majorité a été obtenue sur cytoplasme de *C. canephora*. Parallèlement à ces travaux une opération conjointe ORSTOM-CIRAD a développé sur le même matériel l'étude des croisements réciproques et des effets de la ploïdie par Berthou, Berthaud, Tostain, Le Pierrès (Berthaud, 1977). La comparaison des niveaux de ploïdie (Berthaud, 1977 ; Le Pierrès et Anthony, 1980) a révélé une moins bonne adaptation à la basse altitude des hybrides hexaploïdes par rapport aux tétraploïdes. Le développement pour la Côte-d'Ivoire du

PRESENTATION DES CAFEIERS

programme des hybridations entre les deux espèces cultivées a été alors limité à l'étude approfondie au niveau 4x. Des études sur les causes de stérilité ont permis d'entrevoir des possibilités d'amélioration par brassages génétiques des tétraploïdes de *C. canephora* entre eux, et sélection des meilleurs individus afin d'avoir des géniteurs tétraploïdes mieux équilibrés à croiser avec *C. arabica*. Ainsi sont nées les générations améliorées arabusta dits de "2ème et 3ème vague" (Capot, 1975). En 1982, le mélange clonal arabusta expérimenté en vulgarisation se composait de 10 clones dont 7 de 1ère création et 3 des créations ultérieures. La fertilité satisfaisante devait permettre à ces arbres de produire au moins 2000 kg de café marchand/ha. Un Centre d'Etudes et de Développement de l'Arabusta (CEDAR) a été créé en 1975 à Soubré afin de l'expérimenter en vraie grandeur (IFCC/SATMACI, 1977). Ceci a permis de faire ressortir les difficultés de son exploitation dues à sa fragilité face :

- à la sensibilité aux insectes (foreur du tronc : *Bixadus sierricola*, punaise bigarrée : *Antestiopsis lineaticollis intricata*, scolyte des grains : *Hypothenemus hampei*) ;
- aux exigences technologiques élevées nécessitant un traitement obligatoire par voie humide pour un séchage rapide ;
- à sa conduite agronomique difficile face aux problèmes de verse, et de récoltes coûteuses.

Chapitre II

MATERIEL ET METHODES

A. LE MATERIEL VEGETAL

B. LES METHODES EXPERIMENTALES

C. L'APPRECIATION DES CARACTERISTIQUES ETUDIEES

D. L'ANALYSE DES DONNEES

A. LE MATERIEL VEGETAL

Nous présenterons d'abord le matériel de départ provenant des collections. Ensuite, seront développées les méthodes d'élargissement de la variabilité chez le parent *C. arabica*, ainsi que la création de diversité chez les géniteurs tétraploïdisés à partir du pool des caféiers diploïdes. Nous terminerons en donnant les effectifs hybrides créés dans les différentes formules d'arabusta *l. s.* étudiées.

1. Le matériel de départ

Le matériel de départ provient des deux collections de caféiers rassemblées en Côte-d'Ivoire :

- à la Station ORSTOM de Man au Tonkoui en altitude (1100 m) où sont rassemblées les espèces de montagne, en particulier *C. arabica* ;
- à la Station IRCC de Divo qui regroupe les espèces africaines diploïdes de plaine, qui seront utilisées sous forme tétraploïde pour les croisements avec *C. arabica*.

a. Les espèces utilisées

1) *C. arabica*

C'est la seule espèce de *Coffea* tétraploïde ($2n=4x=44$ chromosomes) (Krug et Carvalho, 1951 ; Bouharmont, 1959). Elle est autofertile et à autogamie prépondérante (Carvalho et Monaco, 1968). Trois sources de caféiers arabica d'altitude composent notre matériel de départ : les caféiers spontanés d'Ethiopie et du Kenya, et les cultivars introduits.

Le matériel d'Ethiopie (tableau 5) est le résultat d'une prospection ORSTOM en Ethiopie (Guillaumet et Hallé, 1967). Il s'agit essentiellement de descendances d'arbres, spontanés et sub-spontanés. Elles ont été introduites sous forme de graines en Côte-d'Ivoire.

Le matériel prospecté au Kenya (Berthaud *et al.*, 1980) provient du Mont Marsabit vers 1500 m. d'altitude. Seule la souche spontanée K004-04 a participé aux dernières combinaisons interspécifiques étudiées.

Les *C. arabica* cultivés utilisés en croisement sont :

- la lignée naine Sud-américaine "caturra amarelo" à entre-noeuds courts, très productive ;
- le cultivar "Guinée Pita" ramené sous forme de graines du Fouta-Djalon en Guinée (Bezançon, c. pers.).

Tableau 5 : Les origines éthiopiennes de *C. arabica* utilisées en croisement

provenance	altitudes (m.)	N° d'origine
Wush-Wush	1860	8
	2050	40
Bonga	1600	10
	1700	47 ; 50 ; 53 ; 59
Limu-Gimma	1530	14
Gimma-Goré	1350	15 ; 17
Tippi	1300	20 ; 21
	1240	30
Mizan-Teferi	1450	33b ; 35b
Kollo	1460	36b
Shasha	1500 / 2000	37
Decchia	2000	39 ; 46

2) Le groupe des caféiers diploïdes de départ

Les espèces de départ se rattachent au groupe des *Eucoffea* (tableau 6). Quatre sont originaires d'Afrique de l'Ouest et du Centre : *C. canephora*, *C. liberica*, *C. congensis*, *C. stenophylla*. Une vient de l'Afrique de l'Est : *C. eugenioides*. Une espèce indéterminée d'origine inconnue : *C. sp. X* (ex *C. brevipes* var. *heterocalyx*) a aussi été utilisée. L'espèce *C. liberica* au sens large comprend deux taxons *C. liberica* et *C. dewevrei*, et des formes intermédiaires entre eux (tableau 7). Les *C. liberica* ont des petites feuilles et de très gros fruits avec beaucoup de pulpe, tandis que c'est l'inverse pour les *C. dewevrei* : très grandes feuilles et petits fruits. Les phénotypes qualifiés "intermédiaires" n'ont pas les caractéristiques typiques de dimensions foliaires et de fruits des deux taxons précédents. Une représentation de ces espèces a été tétraploïdisée pendant la décennie 1970. Un choix des autotétraploïdes les plus vigoureux et les mieux équilibrés a permis de créer une collection d'environ 300 génotypes dont une centaine a servi dans les hybridations.

Tableau 6 : Le matériel diploïde de départ.

origines	pays	espèces étudiées	nature(*)	références
Afrique de l'Ouest	Côte-d'Ivoire et Guinée	<i>C. canephora</i>	S ; P	Portères (1937, 1962)
		<i>C. liberica</i>	S ; P	Collection IRCC (C.I.)
		<i>C. stenophylla</i>	S ; P	
Afrique centrale	République de Centrafrique	<i>C. canephora</i>	S	Berthaud et Guillaumet (1978)
		<i>C. congensis</i>	S	
		<i>C. dewevrei</i>	S ; P	
		Caféiers de la Nana**	S ; P	
Introductions	Zaïre	<i>C. canephora</i>	P	Collection IRCC (C.I.)
		<i>C. dewevrei</i>	P	
Afrique de l'Est	Kenya	<i>C. eugenioides</i>	S	Berthaud <i>et al.</i> (1980)
?	inconnue	<i>C. sp. X (heterocalyx)</i>	S?	Collection IRCC (C.I.)

(*) : S (spontanée) ; S? (supposée spontanée) ; P (cultivée en plantation).

** : les caféiers de la Nana appartiennent à l'espèce *C. canephora*

Tableau 7 : Caractéristiques d'origine et phénotypiques de quelques géniteurs tétraploïdes *C. liberica* ou *C. dewevrei* utilisés pour l'obtention des hybrides kawisaris

No de clones	provenances	feuilles	fruits	phénotypes
843	Centrafrique	+++	+	"dewevrei"
879	Centrafrique	+++	++	"dewevrei "
1075	Côte-d'Ivoire	+++	+	"dewevrei "
1063	Côte-d'Ivoire	+++	+	"dewevrei "
1031	Côte-d'Ivoire	++	+	"intermédiaire"
1007	Côte-d'Ivoire	++	++	"intermédiaire"
1064	Côte-d'Ivoire	+	+	"intermédiaire"
1029	Côte-d'Ivoire	+	+++	"libérica"
1035	Côte-d'Ivoire	++	+++	"libérica"
1061	Côte-d'Ivoire	++	+++	"libérica"
1082	Côte-d'Ivoire	+	+++	"libérica"
1083	Côte-d'Ivoire	++	+++	"libérica"

+ : petit ; ++ : moyen ; +++ : grand

Le passage de l'état diploïde à l'état tétraploïde provoque une baisse de 45 % de la fertilité de *C. canephora* et 36 % de *C. liberica* (tableau 8). Les fruits 4x sont plus gros que les 2x, et c'est l'inverse pour la taille des grains. Il en résulte une chute importante du rendement marchand (poids du café sec/poids des fruits frais) des tétraploïdes qui n'atteint plus en moyenne que 5,7 % chez les *C. liberica* 4x. De la même façon chez les deux espèces tétraploïdisées, il y a un peu plus de caracolis (grains ronds) et principalement 4 fois plus de loges flottantes (graines avortées) que chez les diploïdes. La diminution de la fertilité femelle des autotétraploïdes rend leur utilisation plus délicate pour faire des arabusta *l. s.* à cytoplasme de diploïde.

Tableau 8 : Effets de la tétraploïdisation des caféiers sur les caractéristiques moyennes de fertilité à la récolte

espèce	ploidie	poids de 100 fruits	poids de 100 graines	rendement marchand	taux de caracolis	taux de flottants	coefficient de rempl. des fruits
<i>C. canephora</i> (IRCC, 1977)	2x				32 %	4 %	1,31
	4x				57 %	16 %	0,72
<i>C. liberica</i>	2x	150 (0,40)	17 (0,98)	13,7 % (0,33)	34 % (0,61)	12 %	1,35 (0,26)
	4x	204 (0,40)	12 (0,31)	5,5 % (0,66)	45 % (0,40)	47 %	0,86 (0,50)

légende : (0,xx) coefficient de variation ;

(la définition des termes est donnée dans les caractères de fertilité du chapitre III)

b. Les principales caractéristiques des espèces

1) Leurs modes de reproduction

Les caféiers diploïdes sont réputés autostériles, à mode de reproduction strictement allogame. Ces informations sont connues, depuis les contrôles d'autofécondation par isolement des rameaux florifères dans des manchons ou des tests de compatibilité, pour les caféiers cultivés : *C. canephora* (Mendes C.H.T. ; 1949, Medina et Conagin, 1959 ; Devreux *et al.*, 1959), *C. dewevrei* (Medina et Conagin, 1959 ; Dublin, 1960, et 1962 ; Conagin et Mendes, 1961), les caféiers de la Nana (Dublin, 1957), les hybrides *congusta* (Charrier, 1972), et quelques génotypes d'espèces sauvages étudiées en station : *C. congensis* (Conagin et Mendes, 1961), et *Mascarocoffea* (Charrier, 1978).

Conagin (1961) rapporte l'autostérilité de deux familles de descendance de *C. congensis* : "Congensis de Bangelan" et "Congensis d'Uganda". Ce matériel introduit pourrait correspondre à l'espèce sauvage ou aux formes hybrides comme des *congusta*. L'autostérilité de *C. congensis* d'origine spontanée a été vérifié à Divo sur 11 génotypes tirés de trois populations naturelles de Centrafrique, à partir d'isolement de fleurs sous manchon (Le Pierrès, non publié). Les branches en autofécondation n'ont produit aucune nouaison, alors qu'un taux de fructification de 17 % à la récolte est enregistré sur les témoins en fécondation libre (tableau 9).

Tableau 9 : Comparaison des taux moyens de fructification par branche des autofécondations (AF) aux fécondations libres (FL) chez *C. congensis*.

nature des fécondations	fleurs initiales	-----jours après la floraison-----				
		58	94	123	157	207
AF	5047	29,7 %	3,9 %	0,2 %	0 %	0 %
FL	1912	47,9 %	23,8 %	19,7 %	17,6 %	17,3 %

Plusieurs tests d'autofécondation effectués à la Station de Divo ont exprimé l'auto-incompatibilité de *C. liberica*, *C. dewevrei*, *C. stenophylla*, et de *C. eugenioides*.

L'autofertilité a été aussi évoquée dernièrement chez *C. sp.* Moloundou (Anthony, 1991) issue d'un groupe d'espèces venant des prospections au Cameroun (Anthony *et al.*, 1985) et au Congo (de Namur *et al.*, 1987).

Cependant en 1977, nous avons repéré le premier *Coffea* diploïde autofertile (Le Pierrès, non publié). Il s'agit de la descendance d'un individu unique hors-type en collection à Bingerville, d'origine inconnue, d'identification incertaine qui sera dénommé *C. sp. X* (var. *heterocalyx* appelé à tort *C. brevipes*). Il exprime un taux de fructification de 34 % en autofécondation contrôlée. Le mode de reproduction autogame de l'unique pied de la collection de Divo est favorisé par un décalage de floraison par rapport aux autres caféiers. En effet, le délai d'épanouissement des bourgeons floraux de 8 à 9 jours après la pluie inductrice ("déclenchement") de la floraison, plus long que pour les autres espèces (5 à 6 jours pour *C. liberica*, 7 jours pour *C. canephora*, 7 à 8 jours aux *C. arabica*) l'empêche de s'hybrider naturellement avec celles-ci. Il n'y a pas de différences morphologiques et physiologiques entre les graines issues d'autofécondation et de fécondation libre : elles lèvent normalement, donnant des descendance homogènes. Ceci dénote un fort degré d'homozygotie du pied mère, donc que l'autogamie serait acquise depuis plusieurs générations. Cette découverte remet en cause la particularité de *C. arabica* considérée comme la seule espèce de *Coffea* autofertile. Il est dommage que nous n'ayons pas pu retrouver l'origine du matériel introduit en Côte-d'Ivoire

En définitive, les caféiers diploïdes sont autostériles à l'exception du taxon *C. sp. X* et de *C. sp.* Moloundou.

Des études génétiques des réactions d'autostérilité chez *C. canephora* ont montré qu'il résulte d'un déterminisme de type gamétophytique caractérisé par un locus à plusieurs allèles S (Berthaud, 1986).

2) Les principales caractéristiques des espèces

Les caféiers sauvages sont souvent inaptes à la culture. Les pressions de sélection exercées par l'homme au cours de la domestication font se cumuler des caractères agronomiques recherchés dans une plante cultivée. Chez les caféiers, les plus intéressantes qualités sont trouvées chez principalement deux espèces cultivées : *C. arabica* et *C. canephora*, mais aussi *C. liberica* et *C. dewevrei*. Ces deux dernières espèces ne sont plus mises en valeur aujourd'hui qu'en Asie du Sud-Est depuis les ravages, dus à la trachéomyose (*Fusarium xylorioides*) (Meiffren, 1961), qui a décimé la presque totalité des plantations de caféiers libério-excelsoïdes dans les années 1950 en Afrique. Les variétés de *C. arabica* et les clones sélectionnés de *C. canephora* grâce à leur bonne adaptation aux conditions de culture, ont atteint depuis plus d'une décennie des hauts niveaux de production, couramment entre 1,5 et 2,5 t de café vert commercialisable ("café marchand") par hectare et par an (Capot, 1977 ; Castillo et Moreno, 1980 ; Carvalho *et al.*, 1978 ; Dublin, 1962 et 1967 ; Walyaro, 1983). Le tableau 10 résume les principales caractéristiques des espèces utilisées dans les croisements.

D'une manière générale, l'adaptation propre de chaque espèce à son habitat naturel est le résultat d'une longue évolution. Ses conditions agronomiques de culture sont le plus souvent proches des écosystèmes tropicaux humides d'altitude pour *C. arabica*, ou de basse altitude pour *C. canephora* (cultivar *robusta*).

Chez *C. canephora* la rusticité est un caractère primordial de sélection pour la résistance aux aléas (insectes : scolyte des rameaux, scolyte des grains, borer du tronc, maladies, sécheresse...). Capot (1977) la décrit comme l'espèce naturellement adaptée aux conditions difficiles de la culture traditionnelle en Afrique en l'absence de techniques culturales très soignées du point de vue de l'entretien, de la taille, sans fumure minérale, ni traitements phytosanitaires.

C. arabica cultivée est réputée plus vulnérable aux maladies que le *C. canephora*. En particulier elle est très sensible aux races de rouille orangée (*Hemileia vastatrix*) (Cramer, 1957 ; Rodrigues, 1975). Mais ceci ne serait dû qu'à l'étroitesse de la base génétique de départ des arabica mis en culture. En effet, les prospections de *C. arabica* sauvages par la FAO (1969) et par l'ORSTOM (IFCC, 1978) ont permis de collecter dans la très grande variabilité naturelle des souches génétiques plus ou moins résistantes à cette maladie (Monaco, 1968 ; Monaco et Carvalho, 1975 ; IFCC, 1978 ; Eskès, 1983). De la même façon, dans l'espèce

C. arabica, ont également été isolées des formes tolérantes à la rouille farineuse (*H. coffeicola*) (Goujon, 1971), ou à l'anthracnose des baies (*Colletotrichum kahawae*) (Van Der Vossen et Walyaro, 1980).

Tableau 10 : Principales caractéristiques agronomiques des *Coffea*

espèces	caractéristiques générales
<i>C. arabica</i>	cultivée en altitude, multipliée par graines, autofertile, teneur moyenne en caféine excellentes qualités organoleptiques, bon rendement, sensibilité aux maladies (rouilles, CBD nématodes, ...), une architecture adaptée à la taille.
<i>C. canephora</i>	cultivée en basse altitude, autostérile, multipliée par boutures ou par graines, vigoureuse architecture multicaule nécessitant le recépage périodique, très rustique, productive, faible granulométrie, café de goût amer très chargé en caféine, tolérant aux maladies.
<i>C. congensis</i>	spontanée, peu vigoureuse, adaptée aux zones inondables sous forte pluviosité, maintenue et collectionnée par greffage, teneur moyenne en caféine, architecture de type <i>C. arabica</i> résistance aux souches locales de rouille orangée, floraisons nombreuses tout au long de l'année, taille des graines très variable comme <i>C. canephora</i> .
<i>C. liberica</i> et <i>C. dewevrei</i>	peu cultivées à cause de leur sensibilité à la trachéomycose, reproduction préférentielle par graines, grande vigueur rendant la récolte difficile, architecture unicaule ramifiée ne nécessitant pas le recépage, très productives, cycle long, floraisons sur jeune et vieux bois mauvais coefficient de transformation en café marchand pour le taxon <i>C. liberica</i> , teneur moyenne en caféine, granulométrie importante, goût amer du café.
<i>C. stenophylla</i>	architecture unicaule ramifiée, petits grains, vigoureuse et rustique en condition de sécheresse, résistante aux mineuses des feuilles, fruits noirs.
<i>C. sp. X</i>	autofertile, naine, floraisons décalées par rapport aux autres espèces par une durée plus longue d'épanouissement des fleurs après la pluie inductrice, forte teneur en caféine, gros grains.
<i>C. eugenioides</i>	espèce sauvage peu vigoureuse d'altitude, petits arbustes buissonnants, peu productive, très faible teneur en caféine, grains très petits.

3) Valeur technologique des espèces cultivées

Elles concernent en priorité le rendement de la transformation des cerises mûres en café marchand, la grosseur des grains, la charge en caféine, et le goût du café à la tasse.

Pour le **rendement en café marchand**, seule l'espèce *C. liberica* a des rendements très faibles, inférieurs à 10 %, à cause de l'épaisseur de la pulpe. Les rendements moyens de la plupart des autres espèces varient entre 18 et 25 %, mais peuvent atteindre 30 % pour certains génotypes de *C. congensis* les moins riches en pulpe (Anthony et Le Pierrès, 1987).

Pour la **grosseur des grains**, *C. liberica* et *C. dewevrei* donnent, d'une façon générale parmi les caféiers africains, les plus gros grains pouvant dépasser 30 g/100 grains d'après nos propres observations. Le poids de 100 grains des *C. arabica* varie de 15 à 25 g, tandis que celui des *C. canephora* (à plus faible granulométrie) ne fait en moyenne en Côte-d'Ivoire que 11 g et dépasse rarement 20 g. Chez les caféiers de la Nana de l'espèce *C. canephora*, l'étendue de variation est de 5 g à 14 g (Berthaud *et al.*, 1984). *C. stenophylla* et *C. eugenoides* ont également des petits grains ; en revanche les grains de *C. sp. X* ont la même grosseur que le café arabica.

La **teneur en caféine** des graines de caféiers, permet de différencier les espèces de *Coffea* suivant la richesse de leurs grains en cet alcaloïde (Charrier et Berthaud, 1975; Clifford *et al.*, 1989). La référence d'une teneur en caféine normale (de 1,0 à 1,5 % de la matière sèche) est apportée par *C. arabica* qui donne le café le plus apprécié des consommateurs. Avec des teneurs moyennes semblables (1,4 %), sont rangés *C. congensis* (Anthony et Le Pierrès, 1987), *C. liberica* et *C. dewevrei* (résultats Divo non publiés) ; tandis que *C. canephora* donne le café le plus fort en caféine, avec des teneurs variant en général de 1,16 à 3,27 %. La richesse en caféine du café robusta peut dépasser 5 % dans certains génotypes issus de parents à forte teneur (Le Pierrès, 1987a). Le pied unique de *C. sp. X* a une teneur en caféine de 2,46 % (résultat non publié). *C. eugenoides* est l'espèce la plus pauvre en caféine avec un taux moyen de 0,6 % (résultats non publiés).

Quant à la **valeur organoleptique**, seule *C. arabica* est l'espèce donnant incontestablement le café le plus apprécié à la tasse. Une récente étude de Vitzhum *et al.* (1990), utilisant la technique de fractionnement par HPLC sur les composés volatils des cafés robusta et arabica torréfiés, a mis en évidence une région de chromatogramme qui évoque le caractère "arôme terreux" très prononcé du robusta, contrairement aux extraits d'arabica. La molécule responsable de cette odeur de terre est le 2-méthylisobornéol (MIB) dont la teneur est considérablement supérieure dans les robustas par rapport à l'arabica. Par ailleurs nos tests de dégustation ont classé le café congensis neutre (sans goût), tandis que ceux des libériocelsoïdes et *C. stenophylla* ont été jugés les plus amers.

Tableau 11 : Caractères technologiques du café des espèces hybridées.

espèces	teneur en caféine (%MS)	poids de 100 grains (g)	qualité du café
<i>C. arabica</i>	0,9-1,9	12-18	arôme
<i>C. canephora</i>	1,4-4,0	5-18	neutre
<i>C. congensis</i>	0,8-2,0	6-18	neutre
<i>C. liberica</i>	0,8-1,8	12-31	amer
<i>C. dewevrei</i>	0,5-1,8	12-28	amer
<i>C. sp. X</i>	2,4	18	neutre
<i>C. stenophylla</i>	0,9-1,9	6-12	amer
<i>C. eugenioides</i>	0,3-0,8	3-10	neutre

2. La création de variabilité chez les géniteurs

L'éclatement de la variabilité naturelle s'effectue par croisement entre génotypes de la collection puis sélection dans les descendance pour avoir les meilleurs géniteurs potentiels des arabusta *l. s.*.

a. L'adaptation à la basse altitude chez *C. arabica*

L'élargissement de la base génétique et l'augmentation de la variabilité des *C. arabica* ont été recherchés :

- pour faciliter les hybridations avec les autres caféiers en stations de basse altitude (exemple de Divo) ;
- en vue de privilégier l'introggression de gènes de tolérance à la basse altitude de *C. arabica* dans des arabusta *l. s.* et ensuite leurs descendance.

Plus de 50 combinaisons F1 ont été étudiées :

- entre origines éthiopiennes de la collection. Les croisements du type diallèle entre 10 origines éthiopiennes, réalisées par Reynier en 1972, ont été étudiés par Tostain et Le Pierrès (1978) ;
- entre des éthiopiens et une souche de l'origine sauvage kenyane du Marsabit ;

- entre l'origine éthiopienne la plus vigoureuse - Ar36b, et une vingtaine d'autres origines éthiopiennes ;
- entre les mêmes souches éthiopiennes et la variété cultivée "caturra".

Il existe un effet hétérosis dans les hybrides interpopulations de *C. arabica* (IFCC, 1978 ; Le Pierrès, 1982). Des individus vigoureux et productifs existent en faible fréquence. Ils présentent une adaptation indéniable pour la basse altitude basée sur la vigueur, la production et la fertilité. Les géniteurs utilisés sont des sélections F1 ou les meilleurs individus F2 et F3 (ou G2 et G3 issus de descendance libre de F1).

La sélection a porté sur environ 10 000 individus. Elle a été réalisée par observation individuelle. Plus de 300 souches F1, F2 et F3, sélectionnées pour un meilleur comportement à la basse altitude (Le Pierrès, 1982), sont actuellement regroupées en collection de travail, et une cinquantaine a servi de géniteurs pour créer des arabusta *l. s.*

b. La diversification des géniteurs 4x issus des caféiers 2x

Les stratégies de préparation des géniteurs tétraploïdes sont basées sur plusieurs principes :

- créer des arbres viables et qui ne souffrent pas trop de l'homozygote pour faciliter leur utilisation comme géniteurs ;
- être suffisamment nombreux pour reprendre le maximum de variabilité génétique regroupée dans les collections de diploïdes ;
- utiliser les recombinaisons favorables des niveaux diploïde ou tétraploïde.

A priori les espèces allogames telle *C. canephora* ne tolèrent pas l'homozygote. On a donc cherché à associer des degrés variables d'hétérozygotie dans les structures génétiques des tétraploïdes ayant des caractéristiques héréditaires intéressantes en sélection comme la productivité, la teneur en caféine, la qualité du café, les résistances aux maladies et au milieu, la durée du cycle de fructification, les époques et synchronisme de floraison. Malheureusement nous n'avons pas pu utiliser en hybridation comme témoins les véritables autotétraploïdes (à quatre stocks génomiques identiques) obtenus par deux duplications chromosomiques successives des haploïdes de *C. canephora*.

En pratique, la diversification est obtenue de la manière suivante :

- par croisement intra et interspécifique au niveau 2x avant polyploïdisation ;
- par brassage génomique ou chromosomique au niveau 4x après polyploïdisation.

1) Croisements contrôlés entre diploïdes

a) Obtention d'hybrides F1 intraspécifiques 2x

Sur le plan de la structure génétique, ces hybrides d'espèce allogame sont sélectionnés pour les caractéristiques héritables citées plus haut.

La diversification des géniteurs *C. canephora* utilise la variabilité cachée (Pernès, 1973) du caractère teneur en caféine auquel ont été associés la grosseur des graines, la vigueur, et la production. Plus de 500 hybrides contrôlés entre géniteurs choisis de *C. canephora* ont été analysés. La majeure partie est issue d'une demi grille de croisements diallèles avec six géniteurs à teneurs en caféine variant de 1,6 à 3 % de caféine (Le Pierrès, 1987a). La seconde partie provient de croisements à parent constant utilisant principalement le clone 22020 caractérisé par la plus faible teneur connue avant 1980 (1,5 % de caféine).

Leur étude a permis de connaître l'héritabilité des caractères et d'isoler une vingtaine d'individus exceptionnels qui ont été tétraploïdisés. Ceux-ci ont des teneurs en caféine équivalentes à celles de *C. arabica* (1,2 %), ou très fortes (plus de 4,5 %). Une dizaine d'entre eux dosant de 1,3 à 1,9 % de caféine et cumulant de bons caractères agronomiques et technologiques ont été retenus pour servir de géniteurs aux arabusta.

Les *C. canephora* F1 sélectionnés, puis doublés n'apportent pas de progrès significatifs dans l'amélioration de la fertilité par rapport aux précédents. Pour des raisons de variation d'affinité génomique avec *C. arabica*, nous avons préféré utiliser des F1 interspécifiques diploïdes sélectionnés en croisement (principalement des congusta) en vue de préparer des géniteurs améliorés et fertiles aux arabusta 3 voies.

b) Création d'hybrides interspécifiques 2x

A l'inverse des autotétraploïdes précédents pouvant exprimer de la dépression de consanguinité, l'introduction de géniteurs hybrides interspécifiques doublés au programme

arabusta remédie en partie à cet inconvénient et en créant de nouvelles interactions génomiques qui n'existent pas dans les arabusta 2 voies (*C. arabica* x *C. sp.* 4x).

Supposons A le génome de *C. arabica*, C celui de *C. canephora* et G celui de *C. congensis*. L'arabusta *s. s.* n'a que les interactions simples : A et C associées à une seule interaction de deuxième ordre : A-C. En revanche dans l'arabusta 3 voies les interactions génomiques sont beaucoup plus riches (3 de premier ordre : A, C, et G ; 3 de deuxième ordre A-C, A-G, et C-G ; 1 de troisième ordre A-C-G ; et des interactions complexes entre les précédentes).

Les hybrides interspécifiques diploïdes sont obtenus dans les deux sens de croisements dans les combinaisons deux à deux entre les espèces suivantes : *C. canephora*, *C. congensis*, et *C. liberica* ou *C. dewevrei*, et la combinaison directe femelle *C. canephora* x *C. sp.* X. Les génotypes sélectionnés dans chaque combinaison ont été ensuite doublés.

La combinaison particulière *C. canephora* x *C. congensis* appelée congusta par Cramer (1948) obtenue indifféremment sur cytoplasme *C. canephora* (forme "23") ou sur cytoplasme *C. congensis* (forme "32") a constitué l'essentiel du matériel géniteur pour les arabusta 3 voies. Les congusta diploïdes sont issus pour une partie du matériel hybride étudié par Louarn (1992), et pour l'autre partie d'hybridations contrôlées entre 6 souches *C. canephora* producteurs et à faible teneur en caféine sélectionnées du diallèle cité plus haut et 14 clones *C. congensis* les plus vigoureux et producteurs issus des 3 principales populations prospectées en Centrafrique. Au total une cinquantaine de combinaisons comprenant environ une centaine de congusta à cytoplasme de *C. canephora* et 150 congusta à cytoplasme de *C. congensis* ont été sélectionnés et gardés en collection en vue de leur utilisation comme géniteurs 4x.

D'autres hybrides interspécifiques étudiés par Louarn (1992) ont également été doublés pour accroître la collection de tétraploïdes. Il s'agit essentiellement des combinaisons *C. canephora* x *C. liberica* (et *C. dewevrei*), *C. liberica* x *C. congensis*, et *C. canephora* x *C. eugenioides* dont quelques génotypes entre dans le génotype de quelques arabusta *l. s.*

2) Générations successives tétraploïdes

La diversification des génotypes est recherchée dans les recombinaisons génétiques du matériel tétraploïde issu de doublement par la colchicine. Le but est d'obtenir après le brassage des structures autotétraploïdes tétragéniques $C_i C_j C_k C_l$ hétérozygotes (Demarly, 1975).

a) Les descendances d'autotétraploïdes

Les autotétraploïdes d'espèce telle *C. canephora* sont autostériles ; l'hétérozygotie des descendants s'obtient aussi bien en fécondation libre qu'en fécondation contrôlée.

L'IRCC (Capot *et al.*, 1968 ; Capot, 1972) a ainsi sélectionné plusieurs milliers d'autotétraploïdes dans les générations successives G1, G2 et G3. Certains ont servi de géniteurs avec l'espoir d'améliorer parallèlement la fertilité des arabusta avec celle des géniteurs tétraploïdes. La fertilité des *C. canephora* 4x étudiés au cours de quatre générations par Capot (1972 ; IFCC/SATMACI, 1977) a plus que doublé ; certains individus pouvant même être aussi fertiles que les diploïdes. De la même manière, nous avons réalisé des descendances libres G1 d'autotétraploïdes de *C. liberica* et *C. dewevrei*. Les individus sélectionnés les plus fertiles ont été regroupés en collection, mais n'ont pas servi de géniteurs aux arabusta *l. s.* de cette étude.

b) Les descendances de congusta tétraploïdes

Le brassage génétique des tétraploïdes de congusta (génotype CCGG) a été entrepris comme pour les autotétraploïdes *C. canephora* pour avoir des individus G2 variables (si possible fertiles et équilibrés) à chromosomes recombinaisonnés entre ceux des génomes parentaux apparemment normaux de *C. canephora* et *C. congensis*. Les recombinaisons théoriques entre chromosomes homologues et homéologues entraînent 5 génotypes zygotiques en G2 (AAAA, AAAa, Aaaa, Aaaa et aaaa) où l'expression phénotypique d'un caractère monofactoriel apporté par l'une des espèces parentes sera beaucoup moins fréquente en cas de récessivité (2,8 %) (sélection du caractère difficile) qu'en cas de dominance (97,2 %).

Les disjonctions/recombinaisons de cette nature ont été recherchées pour avoir des géniteurs qui cumuleraient la vigueur du *C. canephora* aux caractéristiques de *C. congensis* comme la résistance à *Hemileia coffeicola*, l'adaptation au sol inondable, la teneur moyenne en caféine, le goût neutre.

Plus de 800 descendants issus de fécondation libre de congusta 4x ont été observés au champ. La comparaison des mortalités de 6 descendances en franc de pied ou greffés sur *C. canephora* a montré la bonne adaptation sans greffage (perte insignifiante) de 2 descendances, tandis que 3 autres connaissent un effet bénéfique du greffage pouvant réduire

leur mortalité de 24 % à 0 %. Seuls dix génotypes sélectionnés pour leur équilibre végétatif et de fertilité ont été utilisés comme géniteurs d'arabusta.

3. Les hybrides interspécifiques étudiés

a. Les arabusta *l. s.*

La figure 4 résume la variation des génotypes des arabusta en fonction des géniteurs d'espèces diploïdes qui les composent, et des brassages génétiques intervenus entre ceux-ci, avant ou après tétraploïdisation.

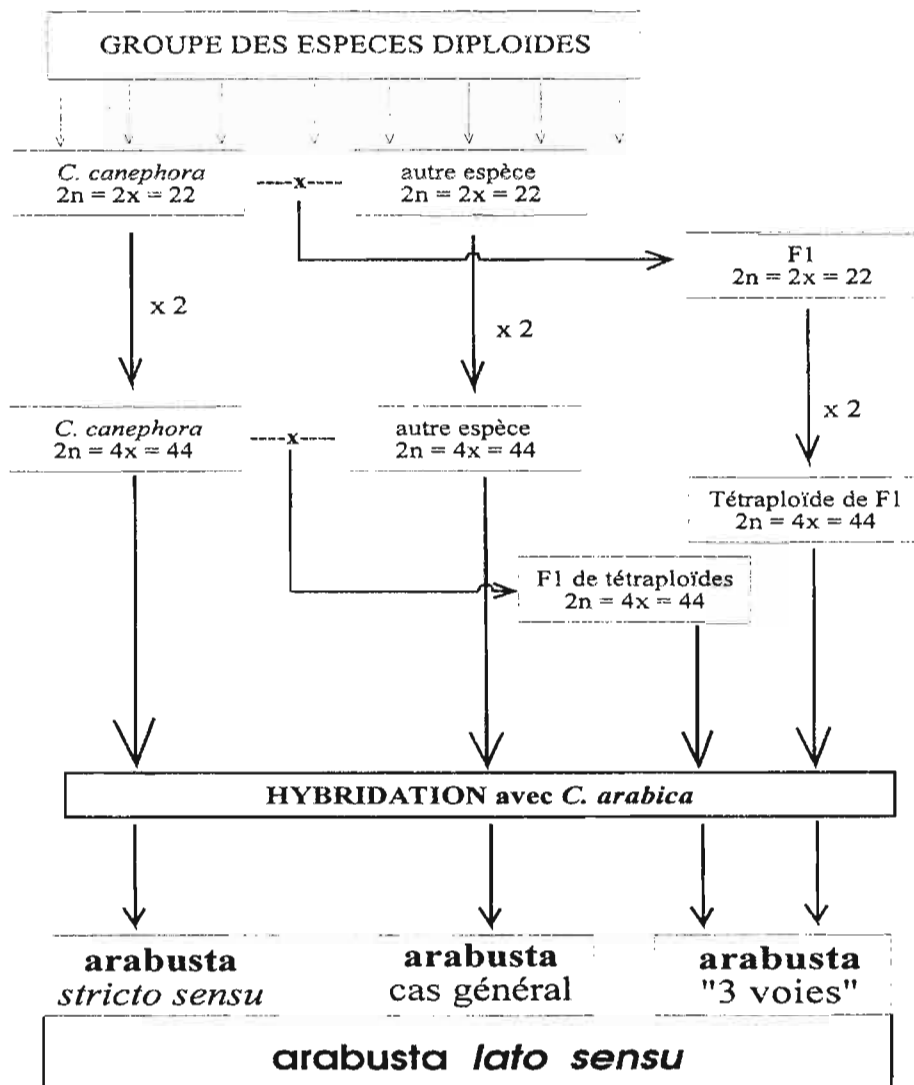


Figure 4 : Schéma illustrant la création des différents types arabusta *l. s.*

L'arabusta au sens strict (arabusta *s. s.*) sera distingué de l'arabusta au sens large (arabusta *l. s.*) dans notre étude. Les arabusta *l. s.* obtenus sont tous des formes hybrides 4x issues du croisement entre *C. arabica* et les caféiers diploïdes doublés. Nous conserverons la dénomination "arabusta" en mémoire à Capot (1972), principal promoteur de la création et de la sélection à grande échelle de la combinaison interspécifique particulière *C. arabica* x *C. canephora*.

1) L'arabusta classique (ou arabusta *s. s.*)

L'hybride F1 4x entre *C. arabica* et *C. canephora* tétraploïdisé est obtenu indifféremment dans les deux sens de croisement en hybridant *C. arabica* avec *C. canephora* autotétraploïdes issus directement de colchipoïdisation, ou avec des *C. canephora* venant des générations de brassage pour obtenir des étapes -ou "vagues" successives de l'amélioration des hybrides selon la terminologie de Capot (1975). Il a été décrit historiquement sous l'appellation *Coffea arabusta* par Capot et Aké Assi (1974). Néanmoins cet hybride interspécifique présentant des problèmes de fertilité et une instabilité en descendance ne s'assimile pas à une espèce. Il servira de témoin dans l'étude des arabusta *l. s.*.

2) Les arabusta au sens large (ou arabusta *l. s.*)

Il est possible de réaliser plusieurs formules hybrides tétraploïdes de première génération (F1) entre *C. arabica* et les autres caféiers, en remplaçant le génome *C. canephora* par n'importe quel(s) autre(s) génome(s), remanié(s) ou non, issu(s) du pool des caféiers diploïdes. Nous les appellerons "arabusta avec telle espèce 2x". Leur création peut se faire de trois manières en croisant directement *C. arabica* avec :

- i) soit une quelconque espèce diploïde dupliquée ;
- ii) soit tout géniteur hybride interspécifique F1 tétraploïde obtenu, soit par doublement chromosomique d'un hybride interspécifique diploïde avant l'hybridation, soit par leur sélection dans des descendance interspécifiques d'espèces diploïdes doublées (c'est la méthode pour fabriquer des "arabusta 3 voies" qui contiendraient de manière pratiquement équitable trois génomes complets différents de trois espèces de caféiers) ;
- iii) soit des individus tétraploïdes, nés du brassage entre les géniteurs hybrides précédents, qui possèdent des dosages variables entre les génomes des espèces diploïdes.

b. Les combinaisons réalisées

La quasi-totalité des hybridations interspécifiques pour l'obtention des arabusta *l. s.* s'est déroulée sur 10 années, de 1979 à 1988, pendant lesquelles nous avons recensé 678 combinaisons au total (tableau 11). Environ 120 000 fleurs ont été hybridées manuellement.

Nous avons présenté, au 11^e Colloque de l'ASIC (Charmetant *et al.*, 1985), le premier bilan de la diversification génétique des arabusta *l. s.* créés de 1980 à 1983. Notre matériel concernait essentiellement plusieurs génotypes arabusta *s. s.* et quelques familles d'arabusta *l. s.* faites avec les premiers tétraploïdes florifères *C. congensis* et congusta. L'obtention de ces types d'arabusta "3 voies" (comportant trois espèces) a été élargie après 1985. Le plus grand effort d'hybridation (366 familles) a été orienté vers l'obtention des arabusta *l. s.* faits avec les congusta tétraploïdes, où nous avons distingué les deux types de géniteurs congusta : à cytoplasme *C. canephora* (formules "23" obtenues en hybridant des *C. canephora* femelles par des *C. congensis* mâles), ou à cytoplasme *C. congensis* (formules "32" réciproques des précédents). Le nombre des combinaisons avec *C. canephora*, *C. congensis*, et *C. liberica* ou *C. dewevrei*, est respectivement de : 99, 67 et 96 familles. Très peu de combinaisons ont été faites avec les autres espèces de caféiers.

Tableau 11 : Les combinaisons arabusta *I. s.* réalisées de 1979 à 1988.
(combinaisons / groupes 2x / année).

<i>C. arabica</i> x	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	Total
<i>C. canephora</i>											99
D		36	4	1	34					2	
R		16		6							
<i>C. congensis</i>											67
D	1	9	2	6	7	5	27	3	7		
<i>C. liberica</i> et <i>C. dewevrei</i>											96
D	66	11									
R		18		1							
congusta											366
formule 23											
D		9	1	15	20		7	16	23	32	
R				4	30		19	4		10	
formule 32											
D			2	16	7		2	24	43	13	
R				3	10		14	3		39	
(Lib x Can)											6
D			6								
(Lib x Con)											19
D				1	5		9				
R					4						
divers											25
D			2		1	1	7	4	1		
R					11		8				
cumul / an	67	99	17	53	119	6	93	54	74	96	678

Légende :

- D = combinaison sur *C. arabica* femelle ;
R = combinaison réciproque avec du pollen *C. arabica* ;
Lib x Can = *C. liberica* x *C. canephora* ;
Lib x Con = *C. liberica* x *C. congensis* ;
congusta = hybride F1 *C. canephora* x *C. congensis*
formule 23 = congusta obtenus sur *C. canephora* femelle ;
formule 32 = congusta obtenus sur *C. congensis* femelle ;
divers = *C. stenophylla*, et hybrides avec *C. racemosa*, et *C. sp. X*.

B. LES METHODES EXPERIMENTALES

1. Les lieux et conditions climatiques d'étude

La majorité des travaux d'hybridation, de création de matériel et de réalisation des expérimentations a eu lieu en Côte-d'Ivoire à la station centrale IRCC/IDEFOR de Divo de 1979 à 1989.

Le site de cette station, placé en plaine entre 50 et 100 m d'altitude, a été choisi en raison de ses conditions agro-écologiques particulières représentatives de la zone forestière centrale de la Côte-d'Ivoire, productrice de café et de cacao.

Les sols utilisés en caféiculture sont généralement profonds, de natures ferrallitiques, hydromorphes, gravillonnaires, et très peu riches en matières organiques. La dalle latéritique peut affleurer dans certaines parcelles à 30 cm de la surface.

Très différent des conditions climatiques favorables à l'arabica, le climat de Divo est réputé convenir à la culture du robusta. Il se caractérise par :

- * une pluviométrie annuelle moyenne de 1800 mm ;
- * des températures moyennes élevées (26 à 27 °C) avec une amplitude journalière de 6 à 7°C ;
- * une hygrométrie élevée très souvent supérieure à 80 % d'humidité relative ;
- * deux saisons des pluies alternant avec deux saisons sèches :
 - la grande saison des pluies de la mi-mars à juin ,
 - la petite saison sèche en juillet et août ,
 - la petite saison des pluies de septembre à novembre ,
 - la grande saison sèche de décembre à mars ;
- * une forte nébulosité donnant lieu suivant les saisons à une atténuation de transmission de 30 à 60 % de l'énergie solaire ; celle-ci est défavorable à la photosynthèse et au bon séchage solaire des produits agricoles ;
- * un vent d'Harmattan (vent sec venant du Sahel) soufflant une vingtaine de jours par an pendant la grande saison sèche.

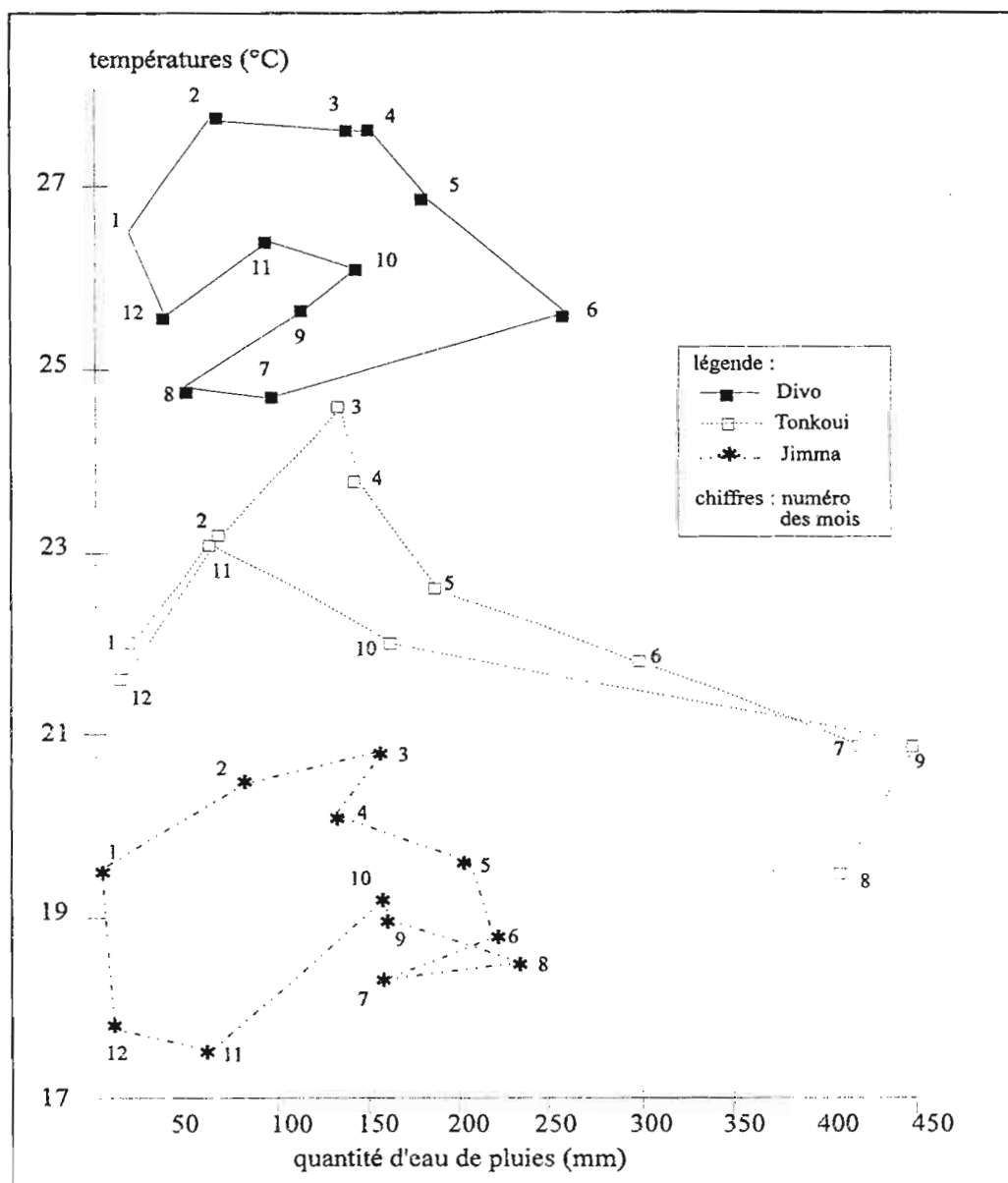


Figure 5 : Comparaison des climogrammes de Côte-d'Ivoire à Divo (basse altitude) et au Tonkoui (altitude 1100 m), et d'Ethiopie à Jimma (altitude).

La comparaison du climogramme (figure 5) de Divo avec ceux de stations de culture de l'arabica à Jimma en Ethiopie et du Tonkoui à Man fait ressortir que le climat de Divo se distingue principalement par :

- des températures moyennes plus élevées à Divo tout au long de l'année de 6 à 8°C ;
- des températures nocturnes et minimales moins basses ;
- une saison sèche plus marquée à Divo (décembre, janvier, février et août) à pluviométrie mensuelle inférieure à 50 mm, contre 2 mois (décembre et janvier) pour les zones à arabica ;

- une saison pluvieuse moins forte à pluviométrie de 150 mm pendant 4 mois à Divo (de mars à juin), contre 8 mois à Jimma et au Tonkoui (de mars à octobre).

Au cours des années 1980, les précipitations en Côte-d'Ivoire ont été très insuffisantes. Les productions des principales denrées agricoles ont chuté - notamment du café et du cacao - dues à la sécheresse. Les incendies en forêt et en plantation ont été catastrophiques. Le tableau 14 qui récapitule les quantités d'eau tombées à la station IRCC de Divo illustre l'importance du déficit hydrique par rapport aux précipitations moyennes qui étaient de 1800 mm dans le demi-siècle précédant la décennie 1980 :

Tableau 12 : Pluviométries annuelles (en mm) de 1980 à 1988 à la Station IRCC de Divo. (d'après les données météorologiques de l'IRCC)

années	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
(mm)	1047	1168	1117	863	1489	1365	1264	1151	1360

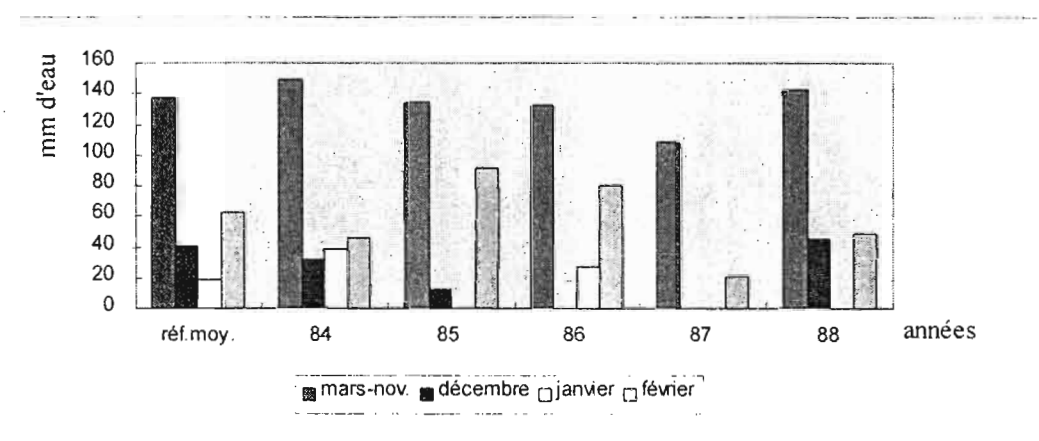


Figure 6 : Pluviométrie mensuelle à Divo de 1984 à 1989. Comparaison avec la référence moyenne (réf. moy.)

Parallèlement à une baisse de la pluviosité moyenne en saison des pluies, nous avons noté la rigueur des grandes saisons sèches pendant nos expériences. Sur la période 1980-1988, l'Harmattan a soufflé de 30 à 50 jours par an, ce qui a accentué indéniablement l'effet de la sécheresse. La figure 6 précise la trop faible quantité d'eau tombée de décembre à février et la mauvaise répartition pour la caféiculture étaient dures pendant la fin de la décennie de 1980.

Ce climat exceptionnellement sec à rendu obligatoire l'arrosage des jeunes plantations pour éviter une mortalité trop importante au champ. Malheureusement, il n'a pas été possible d'arroser dans les essais les caféiers plus âgés, qui très affaiblis par ces conditions de sécheresse ont souvent mal fleuri, et eu des productions diminuées, parfois nulles.

Le climat de Divo, comparé à ceux convenant à *C. arabica*, est manifestement plus sec et plus chaud. Si les hybrides exigent des conditions intermédiaires à celles des espèces parentales, le climat de Divo semble marginal aux hybrides arabusta à cause des déficits hydriques de ces dernières années, accentués par des températures anormalement élevées et une nette prolongation du nombre de jours d'Harmattan. Le climat du Tonkoui, intermédiaire entre celui d'Ethiopie et celui de Divo, aurait sûrement mieux convenu aux essais d'arabusta.

2. La tétraploïdisation des caféiers diploïdes

La duplication chromosomique des caféiers utilise les propriétés mitoclasiques de la colchicine. Les premiers succès d'expériences à partir de solutions de colchicine sur des bourgeons de caféiers sont à attribuer à Mendes (1939, 1947) par trempage de graines germées, et à Vishveshwara (1963) par traitement de plantules. Ces mises au point de base ont été faites sur des individus dont on ne possédait pas tous les renseignements sur l'origine génétique. Ensuite la création d'autotétraploïdes où l'information exacte de la filiation ou de la souche initiale serait conservée a été entreprise, afin de mieux les utiliser en amélioration. Les techniques ont alors évolué vers des méthodes d'obtention en série de polyploïdes de caféiers préalablement choisis, principalement de *C. canephora*. Deux orientations ont été prises dans ce domaine : i) soit sur des graines en germination issues d'arbres repérés (Capot *et al.*, 1968), ii) soit sur des méristèmes caulinaires d'apex bisériés de clones préalablement choisis de *C. canephora* pour tel ou tel caractère, afin d'obtenir des couples isogéniques di-tétra bien identifiés (Sondahl *et al.*, 1971 ; Berthou, 1975 ; Noiro, 1978).

Pour notre étude les doublements chromosomiques ont été conduits de manière intensive de 1978 à 1987 sur des génotypes parfaitement connus au niveau diploïde. La technique utilisée est celle de Berthou (1975) (à la différence qu'une solution plus concentrée de colchicine à 3 % a été appliquée). Les multiples opérations de duplication se sont déroulées en pépinière sur des jeunes boutures ou greffes vigoureuses. Les rameaux qui se développent

après traitement, et reconnus tétraploïdes à l'aspect de leurs premières feuilles, ont été greffés sur un clone (IF197) *C. canephora*. Les scions tétraploïdes ont été installés à l'époque dans des parcelles d'hybridation et en collection.

La duplication chromosomique artificielle, clé de voûte de notre travail, a été une étape longue pour préparer les centaines de géniteurs tétraploïdes très diversifiés, à croiser avec *C. arabica*. La croissance en pépinière des génotypes diploïdes avant traitement requiert un an. Après le traitement, la formation de rameaux comportant au moins un à deux entre-noeuds tétraploïdes dure de quatre à huit mois suivant la vigueur des caféiers dans les cas de réussite en une seule application de colchicine. L'obtention d'un type tétraploïde homogène sans chimère s'apprécie au phénotype par la technique de Noirot (1978). Si un deuxième traitement s'avère nécessaire, la tétraploïdisation peut prendre un an. Dans tous les cas, l'opération de doublement préalable au programme d'hybridation dure en moyenne deux ans.

3. La réalisation des hybridations

Pour mieux comprendre comment sont effectuées les hybridations, les principales particularités phénologiques de la floraison des caféiers seront abordées au début de cette partie.

a. La floraison des caféiers

D'une manière générale, les floraisons des caféiers sont sous la dépendance de deux processus physiologiques successifs antérieurs à l'ouverture des fleurs : l'induction et le déclenchement. L'induction florale est une phase longue de transformation des bourgeons végétatifs en boutons à fleurs. Elle se met en place par une sécheresse prolongée de un à plusieurs mois. A l'inverse, le déclenchement de la floraison est une phase très brève provoquée par la première pluie qui fait gonfler instantanément, en quelques heures, des boutons à fleurs suffisamment induits pour préparer l'épanouissement des fleurs. L'activation physiologique de la floraison nécessite une pluie d'au moins 5 mm après une période sèche (Portères, 1946 ; Dublin, 1960 ; Alvim, 1960).

En Côte-d'Ivoire, les principales floraisons des caféiers ont lieu après une pluie survenant au cours de la grande saison sèche, quand les températures nocturnes sont les plus

basses. Une période sans pluie de plusieurs semaines permet à des bourgeons floraux d'être initiés, tout en restant à un stade de pause florale, jusqu'au déclenchement de la floraison par une pluie inductrice. Chaque génotype de caféier a ses propres caractéristiques de floraison, en particulier celles qui concernent la durée minimale de l'induction florale pendant la sécheresse. Pour ce critère, la très grande variabilité inter- et intra-spécifique rend compte des facultés d'adaptation du sous genre *Coffea* à des milieux très divers.

Dans son centre d'origine en zones inondables le long des fleuves d'Afrique centrale, le *C. congensis* montre une stratégie reproductive efficace avec des temps d'induction florale très courts, de l'ordre d'une dizaine de jours, qui correspondent au temps de décrue des rivières en saison sèche avant une nouvelle remontée des eaux. Introduite à Divo, greffée ou non sur des porte-greffes robusta qui lui assurent une bonne croissance, cette espèce sauvage conserve une induction florale trop brève, responsable de floraisons à répétition tout au long de l'année (Anthony et Le Pierrès, 1987). A l'inverse, sous les mêmes conditions à Divo, des *C. dewevrei* var. *excelsa* originaires de régions forestières sèches en bordure de savanes où ils ont l'habitude de fleurir à l'apparition de la grande saison des pluies, expriment un besoin d'un minimum de 3 mois de sécheresse pour leur induction florale. Ces grands arbres fleurissent seulement une fois par an en Côte-d'Ivoire, vers février/mars, au début de la saison des pluies. *C. liberica* originaire d'Afrique de l'Ouest est en général plus tardif que *C. dewevrei*. La plupart des *C. canephora* de culture en Côte-d'Ivoire ont des floraisons efficaces, conduisant à des nouaisons normales, environ 2 fois par an : au milieu et à la fin de la grande saison sèche. Toutes les autres floraisons en dehors de cette période sont défavorables à de bonnes fructifications (l'étalement de maturité des fruits favorise la transmission des scolytes du grain, complique les récoltes, et augmente le prix de revient des récoltes), et seraient même à contre-sélectionner à cause de la transmission des parasites des baies, et de la chute précoce des fruits (shedding) provoquant des pertes non négligeables. En basse altitude la floraison principale de *C. arabica* est en janvier. Cette espèce a tendance à refleurir régulièrement après la petite saison sèche donnant de mauvaises fructifications qui épuisent inutilement les arbres.

Le principal déclenchement floral des caféiers en général se fait dans les conditions de Divo au mois de janvier. L'ouverture des fleurs (ou la floraison), et simultanément l'anthèse, se produisent toujours de manière synchrone sur tous les arbres, au 7ème jour après la pluie

déclencheuse pour les caféiers cultivés robustas. Cette durée est d'une grande fixité caractéristique de chaque espèce de caféiers quel que soit son niveau de ploïdie (di ou tétra) :

- 5 à 6 jours pour les espèces *C. liberica* et *C. dewevrei*, et l'espèce *C. stenophylla* ;
- 7 jours pour *C. canephora*, *C. congensis* et leurs hybrides *congusta* ;
- 7 à 8 jours pour *C. arabica* ou *C. eugenioides* ;
- 9 à 10 jours pour *C. sp. X*.

Les conditions climatiques modifient quelque peu l'intervalle de temps entre le déclenchement et l'éclosion des fleurs. Les nuits chaudes, qui sont la règle en dehors de la grande saison sèche, accélèrent l'anthèse en moyenne d'un jour pour tous les caféiers, tandis que l'altitude par ses fraîcheurs nocturnes, retarde la floraison après la pluie déclencheuse, comme au Tonkoui (1100 m) où *C. arabica* met alors 10 jours à fleurir.

Des anomalies florales peuvent résulter de mauvaises conditions climatiques, comme :

- des déclenchements de floraisons, en continu, tout au long de l'année quand le régime pluviométrique n'a pas une saison sèche bien marquée, comme c'est le cas en Nouvelle-Calédonie sur les caféiers cultivés (Charmetant et Le Pierrès, 1991) ;
- le développement anormal des fleurs, ou "étoilement", (fréquent sur *C. arabica* en basse altitude) quand celles-ci ont été initiées en saison chaude ; les étoilements donnent des petites fleurs verdâtres, mâle-stériles, partiellement femelle-fertiles ;
- la formation de "boutons roses", typiques de fleurs déclenchées qui n'arrivent pas à s'ouvrir, à la suite d'une quantité insuffisante d'eau, ou même provoquée par un brouillard nocturne après une sécheresse trop prononcée ; les boutons roses correspondent à un début de déclenchement sans arriver à l'épanouissement de la fleur, l'échec de la floraison est complet, puisque les jeunes ovaires mal alimentés au moment de la floraison et non fécondés ne fructifieront pas.

En Côte-d'Ivoire, le climat particulièrement sec de la décennie 1980 a provoqué fréquemment des mauvaises floraisons qui n'ont pas permis de réaliser à la demande les croisements programmés, ni d'obtenir tous les résultats escomptés. Des apports d'eau pour suppléer aux déclenchements défectueux ont été réalisés. Mais la réalisation pratique des arrosages, difficile en condition africaine, n'ont eu qu'un intérêt limité.

b. Les croisements artificiels

La méthode d'hybridation utilisée s'inspire des techniques décrites par Sybenga (1960), Capot (1964), et Charrier (1972). La réalisation réclame les opérations décrites ci-après :

1) Préparation des fleurs femelles

Dès le déclenchement, des rameaux très florifères (plus d'une centaine de boutons à fleurs par branches) sont repérés sur les arbres pris comme géniteurs femelles qui serviront aux croisements. Une vingtaine d'heures avant l'épanouissement, les fleurs au stade "chandelle" sont castrées par suppression de la corolle où sont insérées les étamines (photo). L'opération s'effectue aux heures fraîches, le matin ou le soir, à cause de la turgescence des corolles qui facilite leur cassure sans abîmer les styles. Aussitôt la castration terminée, tous les ovaires d'une floraison antérieure, ou à venir, ou encore non pourvus d'un style en bon état sont supprimés. Chaque branche est ensuite isolée dans un manchon de tissu blanc à mailles très serrées.

Les organes mâles et femelles d'une même fleur de caféier arrivent en général à maturité en même temps. Chez les caféiers autogames comme *C. arabica*, l'émasculation doit être effectuée suffisamment en avance sur l'anthèse, à cause du comportement cléistogame de certains pieds. La castration des tétraploïdes de caféiers diploïdes auto-incompatibles n'est pas obligatoire ; elle est toutefois recommandée pour faciliter leur pollinisation manuelle.

2) Récolte du pollen

Sur les géniteurs mâles, la veille de l'anthèse environ autant de fleurs au stade "chandelle" que d'ovaires à féconder sont récoltés. Les lots de fleurs prélevées sont gardés sous abri à humidité et température ambiantes extérieures pendant une nuit. Le matin de la floraison, elles sont étalées au laboratoire pour sécher quelques heures, et faciliter la libération du pollen extrait au pinceau sur une feuille de papier. Ensuite, le pollen est recueilli dans des tubes à hémolyse stockés en atmosphère sèche (dessiccateur avec du silicagel).

Un soin particulier est accordé à l'extraction pour éviter les mélanges ou contaminations entre pollens de différentes origines, et pour maintenir leur viabilité. Ils peuvent être utilisés frais dans la journée, ou alors conservés au réfrigérateur à 4°C pour des pollinisations ultérieures à exécuter dans les 2 à 3 mois. Avant utilisation d'un pollen

conservé, sa bonne viabilité est vérifiée par germination dans de l'eau sucrée (solution à 10 % de saccharose).

Des récoltes similaires de fleurs en petite quantité serviront au contrôle de la qualité du pollen par sa coloration au carmin acétique.

3) Pollinisation artificielle

Elle est réalisée le soir du deuxième jour après la floraison, quand l'air contient moins de pollen et qu'il n'y a pas de vent (pour éviter les pollinisations parasites éventuelles). Au moment de l'ouverture momentanée des manchons, l'intervention consiste à déposer sur les styles le pollen à l'aide d'un pinceau fin stérile. Les manchons sont retirés 3 à 4 jours après la pollinisation. En ultime précaution au moment du retrait des manchons, les styles encore turgescents susceptibles d'être réceptifs au pollen extérieur sont sectionnés. Des contrôles par fluorescence de la croissance de tubes polliniques dans les styles (Martin, 1959), ont parfois été effectués pour confirmer la validité du croisement étudié, ou voir s'il n'y a pas d'incompatibilité prézygotique. Ceux-ci sont réalisés par prélèvements de styles dans les manchons le lendemain de la pollinisation *in situ*.

4) Le suivi des fructifications hybrides jusqu'à la récolte

Les ovaires hybridés sont comptés périodiquement tous les mois jusqu'à la récolte. Les nouvelles fleurs apparues sur les branches fécondées sont supprimées. Chaque fruit est récolté au début de sa maturité, et dépulpé immédiatement afin de ne pas perdre la faculté germinative de la semence.

c. Le contrôle de l'hybridation naturelle chez *C. arabica*

L'hybridation naturelle pourrait résulter de pollinisations croisées anémophile ou/et entomophile (des mélipones principalement) au cours de floraisons synchrones de *C. arabica* et de ses voisins appartenant à d'autres espèces. *C. arabica*, autogame, a en croisement intra-spécifique un taux d'allopollinisation naturelle connu variant entre 9 et 14% (Stoffels, 1936 ; Carvalho et Krug, 1949 ; Elgueta, 1950 ; Monaco *et al.*, 1963 ; Charrier *et al.* in IFCC, 1978). Si *C. arabica* s'hybride spontanément avec d'autres espèces avec une fréquence similaire (qui serait son taux maximum d'allopollinisation), la conclusion serait alors qu'il n'y a pas de

barrière à l'obtention des hybrides interspécifiques impliquant ces espèces. Les résultats de l'hybridation interspécifique naturelle cités dans la littérature indiquent qu'en général les hybrides sont très rares. Il existerait alors une barrière interspécifique consécutive à un décalage des floraisons, ou à de l'incompatibilité pré ou post-zygotique.

Une expérience a été mise en place à Divo pour évaluer les barrières naturelles aux croisements interspécifiques de *C. arabica* avec *C. canephora*. Sur un caféier adulte de *C. arabica* d'origine éthiopienne (Ar10 FL) planté parmi des robustas, 5990 fruits issus d'une floraison synchrone avec les robustas voisins ont été récoltés. Toutes les graines saines de cette récolte ont été semées afin de compter dans la descendance en FL de ce *C. arabica* les hybrides possibles en fonction des types de graines qui leur ont donné naissance.

d. Les fécondations témoins

Elles se composent d'autofécondations (AF) et de fécondations libres (FL). Les branches qui les portent sont choisies, marquées et contrôlées comme précédemment.

Les AF sont opérées par isolement des fleurs avant leur ouverture, sous manchon en toile. Le jour de la floraison, nous préconisons de secouer les branches d'autofécondation pour favoriser le déplacement de l'autopollen sur les styles. Les résultats serviront au contrôle de l'autofertilité.

Les FL, se faisant par fécondations naturelles entomophile ou/et anémophile permettent d'estimer les taux de fructification et servent comme témoin des croisements contrôlés, chez les parents ou/et les hybrides.

Dans les tests de l'inter-compatibilité entre les hybrides d'une même combinaison interspécifique, nous avons utilisé des témoins de croisements compatibles entre hybrides différents non apparentés.

4. Les pratiques agricoles

a. La multiplication en pépinière

Trois sortes de matériel sont manipulées : les semis, les boutures et les greffes.

Les semis sont faits en germoir suivant une technique classique de pépinière (Forestier, 1961). Les graines sont semées de préférence fraîchement récoltées, en prenant soin de ne pas les déshydrater. Les descendances du même semis forment une famille. Les descendances en franc de pied seront plantées au champ au bout de 12 à 18 mois. Ce temps varie beaucoup suivant la vigueur propre au génotype de chaque descendant.

Le bouturage est une méthode usuelle de multiplication végétative d'axes caulinaires. Elle est utilisée avec des variantes pour la vulgarisation à grande échelle de clones robusta (Vallaëys, 1952 ; Pagacz, 1956 ; Capot, 1966 ; Boudrand, 1974). Le bouturage sert en priorité à la création des plants pour les essais comparatifs, mais aussi au clonage d'hybrides sélectionnés à conserver en collection, et à la multiplication des porte-greffe arabusta *s. s.* ou robusta. La technique utilise préférentiellement des génotypes vigoureux, ne posant pas de problème d'enracinement. La préparation d'une bouture bonne à planter au champ dure 1 an.

Le greffage, qui fut la première technique industrielle de clonage de caféiers (Cramer, 1957), a été abandonné au profit du bouturage. Il est devenu maintenant le complément indispensable de ce dernier en station de recherche comme à Divo, tant pour la conservation des ressources génétiques, qu'en amélioration. La nécessité du greffage est ressentie pour :

- réduire le temps de clonage pour n'importe quel caféier ;
- conserver les géniteurs *C. arabica* en collection de travail ;
- garantir l'installation au champ des géniteurs tétraploïdes issus de colchicination ;
- assurer le sauvetage de certaines plantules trop faibles ou accidentées ;
- donner de la vigueur à des hybrides dont le système racinaire n'est pas adapté au sol.

Nos techniques de greffage, par fente sur le côté pour du matériel âgé, ou par accollement entre plantules de même âge, ressemblent à celles mises au point à Madagascar par Vianney-Liaud et rapportées par Charrier (1978). La technique la plus utilisée dans notre étude, est celle de greffe-bouture, où le porte-greffe est généralement une jeune bouture

racinée en pot âgée de 6 à 12 mois. La standardisation des porte-greffe a été recherchée afin d'homogénéiser les interactions racines/sol. Pour cela, deux clones : un robusta (IF197), et un arabusta *s. s.* (1333) bien acclimatés aux sols de la Côte-d'Ivoire ont servi de porte-greffe. Dans les greffages de plantules, les porte-greffe choisis proviennent d'une descendance non contrôlée d'une souche de robusta (IF181FL). Des précautions particulières sont prises dans le choix des combinaisons pour éviter les incompatibilités de greffe, notamment entre *C. arabica* et *C. canephora* (Le Pierrès, 1987b).

Après suppression de la partie supérieure feuillée, à leur sortie de germe ou de bac de multiplication végétative, les plants sont repiqués en pot de polyéthylène dans un mélange de terre végétale et de terreau. Ils y séjournent avant d'aller au champ, 1 à 2 ans jusqu'au développement de leurs premières ramifications.

b. Les parcelles d'observation

Les parcelles d'observation sont installées à la place d'anciennes plantations de caféiers. Les sols appauvris sont mis en jachère, au moins pendant 2 ans, sous des légumineuses de couverture enrichissantes en matières azotées et organiques : *Pueraria javanica*, et *Flemingia congesta*, coupés régulièrement. La préparation du terrain se fait mécaniquement (rotavator et sous-soleuse), de même que l'entretien de surface par gyrobroyage alterné avec des désherbages chimiques.

Les jeunes plants (min. 6 à 8 étages foliaires) sont installés au champ à la grande saison des pluies, à une densité de 2000 pieds/ha. Le dispositif adopté est la randomisation totale arbre par arbre sans bordure, avec association de 2 clones témoins constants arabusta *s. s.* (clones "1313" et "1333") créés par l'IRCC (Capot *et al.*, 1968) de caractéristiques agronomiques et de fertilité parfaitement connues (Capot, 1972 ; De Reffye, 1975 ; De Reffye et Duceau, 1977 ; Le Pierrès et Charmetant, 1985 ; Charmetant *et al.*, 1991).

c. Les essais agronomiques

Ils sont construits dans un double but d'évaluer la variabilité intraclonale et la sélection de clones pour les caractéristiques agronomiques de comportement végétatif, de production et de fertilité.

Ces essais sont réalisés comme les parcelles d'observation. Les résultats seront présentés sur un seul exemple d'essai agronomique planté en 1982, et constitué de 1024 arbres arabusta s. s.. Les génotypes choisis sont multipliés en une trentaine d'exemplaires par bouturage (et greffage) à partir des rejets de la base du plant ("gourmands"). Le dispositif choisi est en blocs de Fisher, avec distribution au hasard à l'intérieur des blocs. Les clones étudiés pied par pied sont comparés aux mêmes témoins cités plus haut : 1313 et 1333.

5. La préparation des échantillons de café

A la récolte, l'analyse du remplissage en graines d'un grand nombre de lots de cerises mûres a nécessité la mise au point d'une chaîne de préparation d'échantillons de café (Le Pierrès, 1988) (figure 7). Chaque échantillon correspond à une récolte d'un arbre. Le procédé permet ainsi de connaître les caractéristiques individuelles concernant les qualités technologiques, les indices de fertilité, et accessoirement la valeur organoleptique d'après les tests de dégustation. Ces caractéristiques seront déterminées à partir des données brutes suivantes :

- le nombre de fruits (NF) ;
- le poids des cerises fraîches (PF) ;
- le nombre de graines normales (NO) ;
- le nombre de graines rondes ou caracolis (CA) (v. p. 75) ;
- le poids sec après dessiccation à l'étuve (PS) ramené à la teneur commerciale de 12 %.

a. La préparation par voie humide

L'opération appropriée à des petits lots de récoltes comprend les traitements suivants :

- un dépulpage très soigneux mécaniquement, ou à la main si les lots ont des grains mal formés ;
- une fermentation homogène des lots de café en parche (graine dans son endocarpe) mis en petits sacs de tissu moustiquaire stockés ensemble dans le même bac de fermentation ;
- un séchage contrôlé et rapide sans réhumidification nocturne faite dans une armoire ventilée à air chaud (Le Pierrès et Le Roy, 1985) ;

- un déparchage manuel consistant à séparer la graine de son endocarpe.

b. Taille de l'échantillon

Pour avoir une précision statistique suffisante, chaque prise de fruits comporte de 200 à 400 fruits ou cerises fraîches (CF), qui devront donner au minimum 200 grains. Les comptages concernent les fruits et les graines parmi lesquelles nous distinguerons les "normales" et les "caracolis".

c. Détermination de la matière sèche

Elle est faite par pesée de chaque échantillon de café vert séché après un passage dans une étuve ventilée.

Les lots déshydratés servent ultérieurement aux dosages de la caféine. En revanche les tests de dégustation sont réalisés à partir de café séché au soleil.

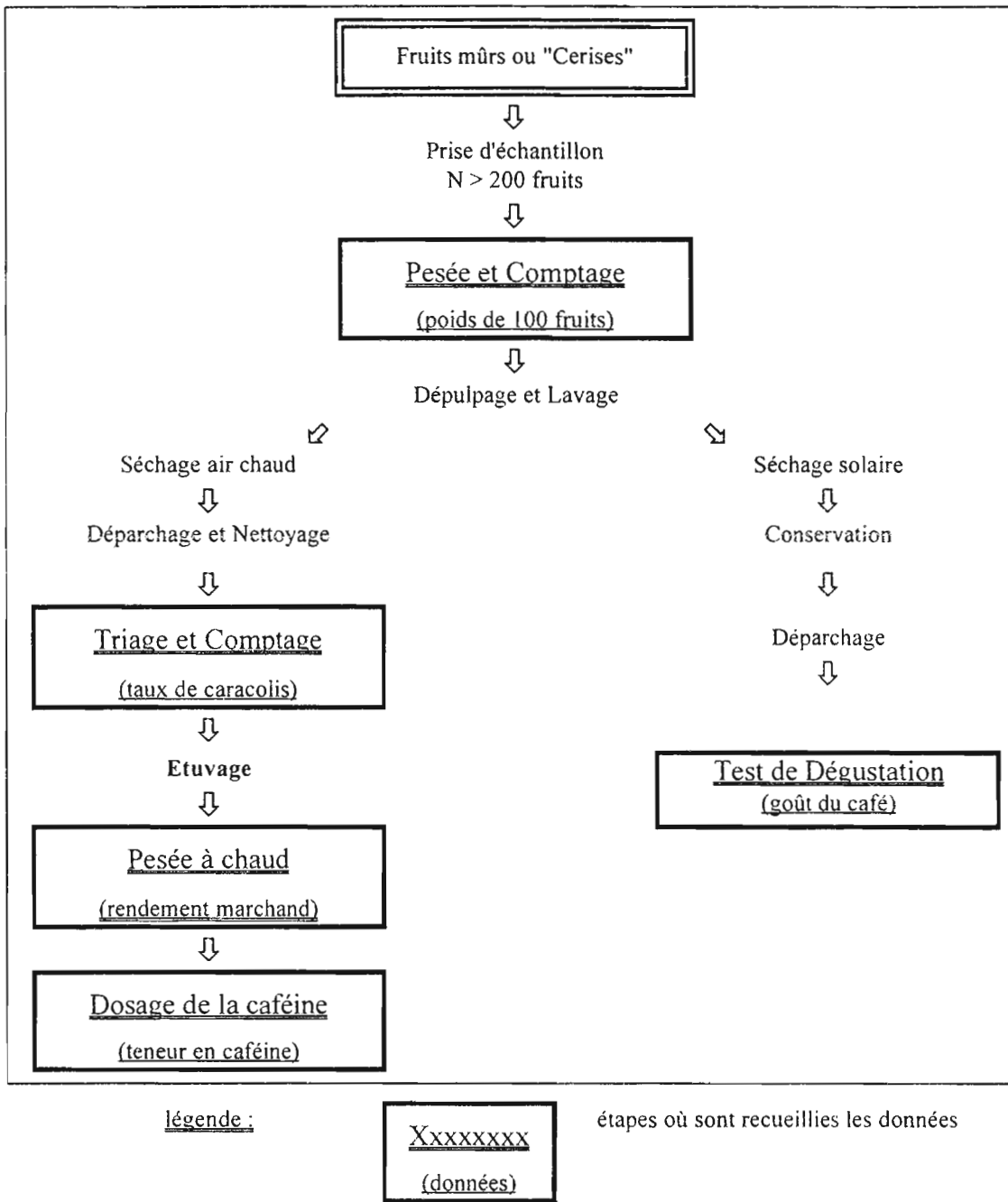


Figure 7: Les étapes du traitement technologique des échantillons de récoltes pour l'obtention des données à la maturité.

C. LES CARACTERISTIQUES ETUDIEES

1. La variabilité morphologique

a. Les dimensions foliaires :

Des mensurations ont été effectuées sur un échantillonnage représentatif pris au hasard, dans les groupes de géniteurs parentaux sous forme diploïde et tétraploïde des espèces *C. canephora*, *C. liberica*, *C. dewevrei*, *C. congensis*, les *congusta* et les *arabusta l. s.*. Les feuilles d'un arbre étant très variables, les prélèvements ont concerné des feuilles bien formées, de même âge, ayant grandi sur des pieds adultes pendant la période la plus favorable de croissance pendant la grande saison des pluies. L'ensemble des mesures s'est déroulé pendant une semaine au début d'août 1988.

Les caractères mesurés sont la longueur (L) et la largeur (l). Les variables calculées : le produit "L x l" exprime la taille ou surface de la feuille, tandis que le rapport "L/l" donne une indication de la forme de la feuille. Après une étude préliminaire de l'échantillon pour limiter l'erreur sur la moyenne à 10 %, sont retenus :

- la moyenne de deux feuilles par arbre situées à la position n-2 sous l'apex du 5ème rameau plagiotrope repéré à partir du bourgeon terminal du plus grand tronc s'il y en a plusieurs ;
- la moyenne de 30 à 80 individus suivant les groupes (tableau 13).

Tableau 13 : Effectifs utilisés par groupe parental et hybride pour la mesure des feuilles.

caféiers hybridés	groupes parentaux		arabusta <i>lato.sensu</i>
	diploïdes	tétraploïdes	
<i>C. arabica</i>	-----	30	-----
<i>C. canephora</i>	80	50	50
<i>C. liberica</i>	30	30	50
<i>C. dewevrei</i>	30	30	50
<i>C. congensis</i>	50	30	50
congusta (*)	50	50	50

(*) congusta est hybride *C. canephora* x *C. congensis*

b. Développement végétatif (vigueur)

1) en pépinière

Cette étude de la vigueur a été réalisée sur les hybrides kawisaris. En pépinière les observations par descendance concernent :

- les taux de levée des graines ;
- les taux de mortalité des plantules après le repiquage ;
- le pourcentage de plantes vigoureuses ;
- le pourcentage de plantes anormales.

2) au champ

Les notations de caractères végétatifs commencées en pépinière ont été poursuivies au champ à différents âges des hybrides. Elles ont porté essentiellement sur les mesures de la vigueur : diamètre au collet et hauteur, ainsi que des notations d'architecture et d'harmonie. Ces caractères seront intégrés dans les analyses multifactorielles avec les caractères de fertilité et de production.

2. La cinétique de la fructification

L'observation minutieuse de la fructification des arabusta *l. s.* a permis de remarquer que des petits ovaires, non développés et de même âge que les cerises développées de la même branche, pouvaient se maintenir jusqu'à la récolte. Normalement ces types d'ovaires chutent précocement après la floraison chez les espèces. Face à cette différence de comportement des ovaires, nous nous sommes posé plusieurs questions :

- 1- est-ce que tous les petits ovaires ont bien été fécondés ? existe-t-il une différence de nature entre eux ?
- 2- quel est le synchronisme de la nouaison ?
- 3- leur développement, supposé décalé dans le temps, serait-il une stratégie biologique pour compenser la chute physiologique des ovaires noués ?

4- Pourquoi des petits ovaires d'*Arabidopsis thaliana* ne chutent pas ? quelle signification biologique proposer ?

La mise en place des fructifications a été pointée toutes les semaines en réalisant des comptages d'ovaires de la floraison à la maturité des fruits sur deux types de branches :

- l'une laissée en fécondation libre ;
- l'autre utilisée comme témoin temporel de chute d'ovaires non fécondés.

Sur la première, la distinction entre les petits et les gros ovaires permet de suivre leur évolution dans le temps. Pour cela, les ovaires qui grossissent sont marqués par des bouts de laine codés d'une couleur particulière pour chaque semaine au moment des comptages. Ceci permet de repérer avec exactitude leur âge du début de nouaison, et de vérifier si des ovaires restés petits pouvaient se développer tardivement et remplacer éventuellement des fruits formés ayant chuté.

Sur la seconde, la préparation du témoin est réalisée en supprimant les styles des fleurs avec les corolles 1 jour avant le début de la floraison pour s'assurer de la non fécondation des ovaires sans isolement particulier. En principe ces ovaires non fécondés ne doivent pas conduire à des graines ou des fruits sauf apomixie ou parthénogenèse.

Dans le présent travail, les fructifications de plusieurs *Arabidopsis thaliana* et de leurs parents, sont comparées sous plusieurs conditions de pollinisation : fécondation libre (FL), autofécondation (AF), backcross par *C. arabica* mâle (BC), et des croisements +/- consanguins dont les géniteurs ont au moins un parent commun autre que *C. arabica*.

3. Les caractères de fertilité

a. La viabilité pollinique

1) Technique cytologique.

La viabilité peut être estimée par la colorabilité du pollen. Un des tests le plus facile à réaliser (Grassias, 1980) est basé sur la coloration du cytoplasme des grains de pollen par le carmin acétique de Belling à la concentration de 2 %. La préparation des montages se fait en prélevant pour écrasement la totalité des anthères d'une fleur par lame. L'absorption du

colorant basidophile sur les constituants cellulaires cytoplasmiques n'est enregistrée que sur des grains de pollen parfaitement développés, matures et viables. Seuls sont comptés "bons" les grains bien formés ayant une coloration parfaitement homogène. Le carmin acétique n'étant pas un colorant vital, la méthode utilisée ne permet pas de mesurer le pouvoir fécondant des pollens.

2) L'échantillonnage

Deux techniques d'échantillonnage ont été retenues :

- l'une est plus précise en prenant 5 fleurs à raison de 300 grains de pollen par fleur appliquée à l'arabusta *s. s.* ;
- l'autre est approximative, à raison de 100 grains par fleur sur 3 fleurs appliquée aux arabusta *l. s.*

Comparativement la deuxième technique permet d'observer, avec un travail équivalent, 5 fois plus d'arbres, mais les précisions sur la moyenne sont moins bonnes.

b. L'analyse de méioses.

1) Position du problème

Si de nombreux acquis existent sur les méioses des caféiers en général, très peu de travaux traitent de la microsporogenèse des hybrides interspécifiques 4x, descendants F1 de *C. arabica*. Sur ce sujet, les études fondamentales de Leliveld (1940), de Mendes (1939), de Grassias (1980), de Owuor (1985), et de Louarn (1992) révèlent en général des méioses irrégulières chez les hybrides tétraploïdes, causes de la stérilité des hybrides.

Dans le cadre de cette problématique peuvent être posées les questions suivantes :

- 1- est-ce que les dernières formules hybrides créées présentent de nouvelles situations méiotiques plus favorables à une meilleure fertilité ?
- 2- quel peut-être l'impact de l'utilisation des études de méioses sur l'amélioration des arabusta *l. s.* ?
- 3- comment intégrer cette technique déjà ancienne dans les nouveaux programmes de recherche sur l'arabusta ?

2) Technique cytologique

L'entrée en méiose des boutons floraux de caféiers s'effectue dès le déclenchement de la floraison par une pluie inductrice. Son bon déroulement exige des températures nocturnes supérieures à 19 °C (Mathew et Chokkanna, 1961 ; Chinnappa, 1969).

Dans les conditions locales de la Côte-d'Ivoire, le déroulement de la méiose est contrôlé au microscope sur des prélèvements d'anthères toutes les heures, dès 7 heures, jusqu'au dépassement du stade métaphase I suivant les indications de durée mentionnées par Grassias (1980) et Louarn (1992), et qui situeraient la métaphase I à une quarantaine d'heures après le déclenchement. Les stades qui suivent la métaphase I, et en particulier l'anaphase I ont ainsi été obtenus compte tenu de la rapidité de l'évolution des derniers stades de la méiose qui se déroulent à peu près en trois heures (Lanaud, 1983),

Les préparations et observations cytologiques employées, émanent des méthodes de Kammacher et Capot (1972), de Louarn (1976), et de Grassias (1980) :

- fixation des anthères dans du Carnoy (6 volumes d'éthanol absolu + 3 volumes de chloroforme + 1 volume d'acide acétique glacial) ;
- conservation au froid au réfrigérateur à 6°C pour le stockage ; les montages pour les études cytologiques peuvent se faire à partir du septième jour de fixation ;
- coloration des cellules mères des grains de pollen selon la technique d'Henderson et Lu (1968), par écrasement des anthères sur une lame dans un mélange de carmin acétique (1 g de carmin dans 100 cc d'acide acétique à 45 %) et d'hématoxyline ferrique en solution acétique "vieillie" (10 volumes d'hématoxyline à 2 % dans de l'acide acétique à 45 % + 1 volume d'alun ferrique à 0,5 % dans de l'acide acétique à 45 %) ;
- montage dans le colorant entre lame et lamelle après retrait à la pince fine des gros amas de cellules de l'assise mécanique de l'anthère ; une meilleure définition de la préparation est obtenue par un léger chauffage à la flamme (sans atteindre l'ébullition) qui provoque une contraction des chromosomes ; l'adjonction d'acide acétique à 45 % permet de régresser la coloration si celle-ci est trop forte ;
- observation des préparations au microscope à immersion au grossissement 1200 (oculaire 12 X, objectif 100 X).

Deux phases de la méiose ont été observées sur des plaques différentes :

- la métaphase I pour avoir une idée des différentes associations chromosomiques et de leur fréquence ;
- l'anaphase I qui permet de juger de la régularité des disjonctions chromosomiques de la première division.

c. La fertilité femelle

La détermination de la fertilité ovulaire au sens strict n'est pas très facile directement. Ceci nécessiterait des observations cytologiques complexes de la macrosporogénèse au niveau des ovules (fertilité ovulaire) et des sacs embryonnaires (fertilité zygotique) en particulier. D'après plusieurs travaux de cytologistes qui ont analysé des méioses dans des ovules de plusieurs espèces de *Coffea*, Sybenga (1960) rapporte que les comportements des chromosomes sont assez similaires à ceux observés au cours de la microsporogénèse.

En l'absence de facteurs limitants dus : i) à la pollinisation (grains de pollen bien formés, à bon pouvoir fécondant, en quantité suffisante), ii) à la fécondation (réceptivité des styles, compatibilité), iii) et aux exigences de la physiologie du développement de la graine (absence de stress et d'accidents de fructification dus au milieu), les résultats de la fécondation peuvent alors traduire l'expression génétique de la fertilité ovulaire.

1) Les catégories de cerises formées

La transformation des ovaires de caféiers en fruits (ou "cerises") après la double fécondation se fait suivant le modèle classique des angiospermes (figure 8). Les *Coffea* ont toutefois la particularité d'avoir une placentation cofféenne faisant que chaque ovaire renferme deux ovules donnant chacun une graine (figure 9). L'albumen triploïde ($2n$ maternels et $1n$ paternel) contient les matières de réserve du grain de café (ou "fève").

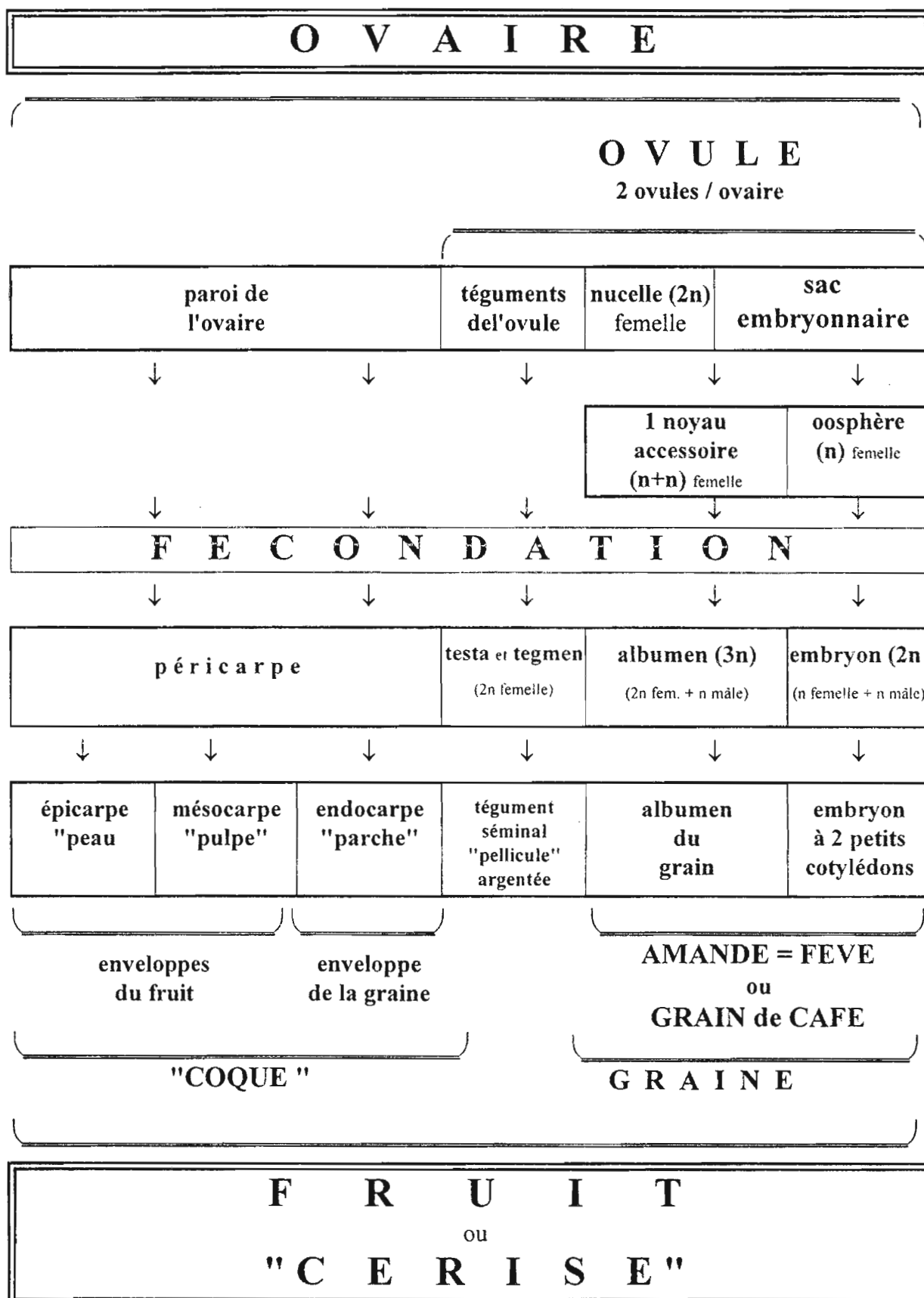


Figure 8 : La fructification des caféiers : transformation des organes reproducteurs et signification des vocables usités

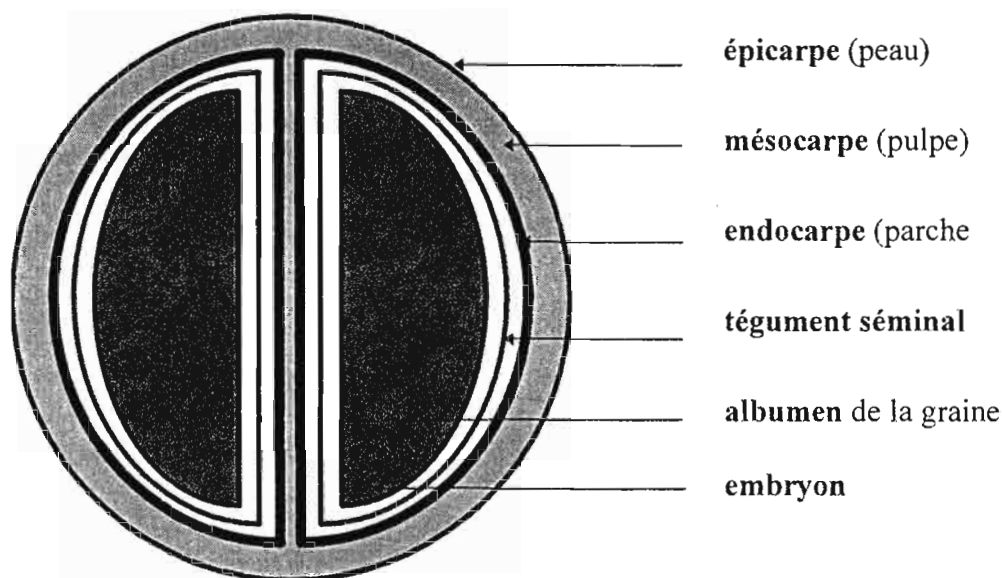


Figure 9 : Coupe du fruit normal de caféier comportant deux graines.

La fertilité femelle étudiée dans les conditions optimales peut s'apprécier à partir des types morphologiques de cerises formées au cours de la fructification comme l'a fait De Reffye (1975). La transformation de l'ovule en graine et la nouaison sont initiées par la fécondation, tandis que l'absence de fécondation conduit à la dégénérescence du contenu ovulaire et à l'évolution de celui-ci en "écaille" (E). L'ovule fécondé aura par la suite deux alternatives de développement : soit en graine dans le cas normal (P), soit en loge vide s'il y a avortement de l'albumen (V).

Chez les caféiers, l'évolution apparemment autonome en graine de chacun des deux ovules d'un ovaire conduit à la formation de 6 catégories de cerises selon le contenu des deux loges : "pleine, vide, et écaille" (tableau 14) :

Tableau 14 : La codification des catégories de cerises

contenu des cerises :	Codes	"désignation"
2 graines normales	PP	"Pleine -Pleine"
1 graine ronde (caracoli) + 1 écaille	PE	"Pleine-Ecaille"
1 graine normale + 1 loge vide	PV	"Pleine-Vide"
1 loge vide + 1 écaille	VE	"Vide-Ecaille"
2 loges vides	VV	"Vide-Vide"
2 écailles	EE	"Ecaille-Ecaille"

Les ovaires de la dernière catégorie "EE" en l'absence de fécondation ne grossissent pas (pas de nouaison) ; en général, ils tombent avant la récolte. Parmi les ovaires qui nouent, symbolisés par les cinq premières catégories, seules les cerises "PP", "PE", et "PV" produisent des graines de café. Les "PP" et "PV" forment des graines normales hémisphériques qui proviennent de fruits à 2 loges entièrement formées, tandis que les graines rondes appelées "caracolis" seront produites par la catégorie PE.

L'observation du contenu des fruits se fait arbre par arbre, sur des lots de fruits prélevés au hasard au cours de leur 5ème ou 6ème mois de fructification, quand l'albumen bien formé a dépassé le stade pâteux, et avant la chute de fruits qui risquerait de biaiser l'échantillonnage. Dans chaque lot, plus de 200 fruits sont tranchés pour l'observation individuelle du remplissage et leur répartition entre les 5 premières catégories de cerises.

De Reffye (1975), dans sa présentation du calcul de la fertilité, a proposé d'utiliser les fréquences des catégories de cerises, en se basant sur l'hypothèse de l'indépendance des ovules entre eux. Il a formulé mathématiquement les données de la fertilité par le produit de deux paramètres (P1 et P2) de loi binomiale. P1 et P2 sont respectivement : la probabilité de fécondation d'un ovule, et la probabilité d'un ovule fécondé de se transformer en graine.

Dans notre étude, pour éviter de faire des ajustements hypothétiques à la loi binomiale qui ne seraient peut-être pas applicables dans tous nos cas étudiés, les pourcentages de chaque catégorie de cerises seront analysés comme l'a fait Grassias (1980). Ceux-ci constituent des variables brutes, qui traitées en analyses factorielles, permettront de discriminer clairement dans les systèmes d'axes principaux, les deux composantes génétiques de la fertilité femelle : la viabilité du gamétophyte femelle et la viabilité du zygote.

Afin de comparer les arbres entre eux, l'estimation de la fertilité femelle sera complétée par le calcul de plusieurs variables à partir des catégories de cerises. Pour chaque échantillon comportant un nombre variable de fruits (NFRU / 200), sont déterminés :

- le nombre d'écaïlles pour 100 ovules dans les fruits :

$$ECAI = 100 \times (PE + VE) / (2 \text{ NFRU}) ;$$

- le pourcentage de graines caracolis :

$$CARA = 100 \times PE / (2 \text{ PP} + PE + PV) ;$$

- le nombre de loges vides pour 100 ovules dans les fruits

$$\text{VIDE} = 100 \times (\text{PV} + 2 \text{VV} + \text{VE}) / (2 \text{NFRU}) ;$$

- le coefficient de remplissage moyen des fruits

$$\begin{aligned} \text{REMP} &= (2 \text{PP} + \text{PE} + \text{PV}) / \text{NFRU} ; \\ &= 2 - (\text{ECAI} / 100 + \text{VIDE} / 100) \end{aligned}$$

Il est explicité par la fertilité maximale (=2) à laquelle sont retranchées les stérilités apportées par les écailles (ECAI/100) et par les vides (VIDE/100).

Louarn (1992) a utilisé quatre paramètres similaires pour définir la fertilité femelle :

CREM : le rapport du nombre de graines au nombre de fruits ;

FECA : le rapport du nombre d'écailles au nombre de fruits ;

TVID : le rapport du nombre des loges vides au nombre total de loges ;

TCAR : le rapport du nombre de graines caracolis au nombre total de graines.

Seul CREM est identique à notre coefficient de remplissage REMP. En revanche nos variables ont les relations suivantes avec les paramètres de Louarn :

$$\begin{aligned} \text{CARA} &= 100 \times \text{TCAR} ; \\ \text{ECAI} &= 100 \times \text{FECA} / 2 ; \\ \text{VIDE} &= 100 \times [\text{TVID} (1 - \text{FECA})] / 2 . \end{aligned}$$

Les variables ECAI et VIDE énoncent respectivement des pourcentages de loges en écailles et de loges vides dans les ovaires transformés en fruits. Elles sont donc standardisées comme le pourcentage de caracolis (CARA), qui figure dans les normes connues en technologie.

Les écailles expriment directement la stérilité de l'ovule ou la mortalité précoce du zygote avant la nouaison. en revanche Au contraire, les graines caracolis n'expriment qu'indirectement cette stérilité, car leur nombre équivaut exactement au nombre des écailles dans la catégorie de cerises PE. De ces deux variables, "ECAI" est plus représentatif statistiquement et sur le plan biologique que le pourcentage de caracolis, pour quantifier la stérilité femelle précoce, puisqu'il prend en compte l'ensemble des fructifications. Le pourcentage de caracolis, très utilisé dans les spécifications technologiques du café, reste tout de même une donnée importante de la fertilité. Il est pris en considération depuis toujours par tous les professionnels du café, et apporte de ce fait une caractéristique standard aux

améliorateurs de caféiers pour comparer leur fertilité, quels que soient les époques, les sélectionneurs, et les lieux d'étude. Les loges vides provoquées par l'avortement plus ou moins tardif de l'albumen se rapportent à la stérilité zygotique. Enfin le coefficient de remplissage (REMP), qui a une variation théorique de 0 à 2, est en réalité le double du taux d'utilisation des ovules dans les fruits puisqu'il y a deux ovules par ovaire.

En mettant en parallèle nos variables calculées avec les probabilités théoriques P1 et P2 de De Reffye (1975), les relations suivantes deviennent complexes dans les fruits :

$$\text{ECAI} = 100 (1-P1) / (2-P1) ;$$

$$\text{VIDE} = 100 [2 - 100(1-P1) / (2-P1) - 2P1P2 / (1 - (1-P1)^2)] ;$$

$$\text{REMP} = 2 \times P1 \times P2 / [1 - (1-P1)^2] .$$

Nos variables calculées ne présentent pas de différences fondamentales avec les formules probabilistes de De Reffye (1975). Cependant, elles ont l'avantage d'exprimer la fertilité observée sans se soucier des corrections, plus ou moins justifiées, à des écarts à la loi binomiale. "ECAI", dépendant essentiellement du P1, représente bien une stérilité précoce. "VIDE" fait intervenir par l'expression 1-P2 le défaut tardif dû à l'avortement de l'albumen. La dernière variable "REMP", qui est le rapport du nombre de graines au nombre de fruits traduit, de manière très explicite et pratique, la résultante des fertilités femelles gamétophytique et sporophytique. Elle visualise très bien la fertilité définie par le produit P1 x P2 rapporté au nombre réel de fruits, déduction faite de la catégorie EE dont la fréquence est (1-P1)².

2) Les données sur fruits mûrs

Au moment de la récolte des données similaires de fertilité peuvent être déterminées sur les cerises mûres. L'analyse ne tient plus compte cette fois des catégories de cerises par fruit, mais du nombre de caracolis (graines rondes) par rapport au nombre de graines normales par lot de fruits comptés (voir chapitre précédent : la préparation des échantillons de café). Connaissant les nombres de fruits (NF), de graines normales (NO) et de caracolis (CA), sur chaque lot de récolte les paramètres suivants seront calculés :

- le pourcentage de caracolis dans le café marchand

$$\%Car = (CA \times 100) / (NO + CA) ;$$

- Le nombre de loges vides pour 100 ovules d'ovaires évoluant en fruits matures

$$\%Lov = [((NF \times 2) - (NO + 2CA)) \times 100] / 2.NF ;$$

- le coefficient de remplissage des fruits mûrs

$$\text{Remp} = (\text{NO} + \text{CA}) / \text{NF} .$$

A la différence du pourcentage de caracolis qui est invariable indépendamment du degré de maturité des fruits, le pourcentage de loges vides (% Lov) et le coefficient de remplissage (Remp) à la maturité des fruits ne correspondent pas exactement aux critères homologues de fertilité obtenus sur les lots de fruits tranchés avant leur maturation. En effet, les catégories de cerises VV et VE, sans graine de café, mûrissent plus tôt que les autres catégories renfermant 1 ou 2 graines, et tombent en premier avant la maturité complète de la récolte. Sachant cette différence de temps de mûrissement des fruits de même âge par caféier en fonction de son contenu avec ou sans graines, il est déconseillé de prendre en compte seulement les prélèvements de début ou de fin de récolte. Le contenu des premiers fruits mûrs exprime faussement une quasi stérilité complète, tandis que les échantillons de cueillette tardive où les cerises sans café ne font plus partie de la récolte, les critères de fertilité seraient surévalués. Le tableau 15 récapitule les différentes interprétations à donner aux variables calculées suivant le contenu des cerises en début ou en fin de récolte. De ce fait les données qualitatives de production sont enregistrées en pleine période de récolte, de préférence sur un prélèvement d'échantillon par pied sur 2 à 4 passages de cueillette au milieu de la récolte principale.

Tableau 15 : Expression des variables calculées en fonction des catégories de cerises suivant l'époque de la récolte

Variables calculées	Epoques de maturité de Récolte	
	début : sans graine	fin : avec graines
% d'écailles théorique	$\frac{100.VE}{2(VV + VE)}$	$\frac{100.PE}{2(PP + PE + PV)}$
% de loges vides (%Lov)	$\frac{100.(2.VV + VE)}{2(VV + VE)}$	$\frac{100.PV}{2(PP + PE + PV)}$
coefficient de remplissage (Remp)	$\frac{0}{2(VV + VE)}$ # 0 (indéterminé)	$\frac{2.PP+PE + PV}{2(PP + PE + PV)} >$ REMP

En conséquence, les critères de fertilité calculés sur les fruits mûrs ne présentent pas autant de puissance pour décrire la fertilité que ceux déterminés sur les fruits tranchés. Ils ne peuvent qu'avoir une importance relative pour classer des arbres dans les gammes de fertilité. En opposition, le pourcentage de caracolis, qui n'est pas en principe affecté par les différences de précocité de maturité des cerises, reste le seul critère permettant des comparaisons de fertilité quelle que soit la méthode ou l'époque de détermination sur les fruits sous des conditions similaires de floraison et d'environnement pollinique.

4. Réussite des fécondations contrôlées et modes de reproduction

La réussite de croisements peut s'exprimer de différentes manières, suivant le comptage des ovaires noués, des fruits récoltés, des graines semées, des graines germées, ou encore des hybrides viables. L'estimation par un taux peut être rapportée à 100 ovules (Carvalho et Monaco, 1968, Berthaud, 1977), ou 100 fleurs (Charrier, 1978), ou encore par le ratio fleurs/fèves (Capot *et al.*, 1968). Comme dans l'obtention des graines hybrides de notre étude, il y a une corrélation presque parfaite ($r=0,96$) entre les graines et les fruits, et qu'il y a approximativement, autant d'hybrides que de fruits dans les hybridations interspécifiques impliquant *C. arabica*, les réussites seront exprimées par rapport au nombre de fruits récoltés dans les fécondations contrôlées. Pour chaque hybridation réalisée, le taux de réussite sera exprimé alors par le rapport du nombre de fruits récoltés au nombre de fleurs hybridées.

Les modes de reproduction des arabusta *l. s.* sont analysées d'après l'autofertilité et l'inter-fertilité entre hybrides. L'évaluation quantitative de ces caractères est déterminée en rapport avec les taux de fructification des fécondations libres.

L'étude de l'autocompatibilité des hybrides kawisaris, arabusta faits par *C. liberica* et/ou *C. dewevrei*, sera approfondie en particulier. Dans ce groupe hybride dont les arbres semblent être affectés d'une stérilité zygotique, seront comparés entre eux notamment les résultats des FL, des AF, des croisements frère x soeur, et des backcross par *C. arabica* utilisé comme parent mâle.

5. Les critères quantitatifs et technologiques de la récolte

a. La production

Chaque arbre est suivi individuellement pendant deux, trois ou quatre ans. Les pesées de cerises fraîches (CF) sont faites au peson au champ à chaque passage de récolte. Des prélèvements d'échantillons au moment de la récolte principale ont lieu pour la détermination des différents critères technologiques cités ci-après.

b. Le rendement en café marchand

Après les traitements technologiques des cerises, les échantillons obtenus de café vert par arbre sont déshydratés à l'étuve, afin de s'assurer du contrôle de la teneur en eau. Le poids du café marchand est ensuite calculé à 12 % d'humidité. Le rendement marchand est donné par la formule :

$$\text{RtM} = (\text{Poids sec café vert} / 0,88) / \text{poids CF}.$$

c. Le poids de 100 grains de café

Sur les échantillons précédents, le dénombrement des fèves permet d'avoir le poids de 100 grains qui sera exprimé aussi à 12 % d'humidité. Il est calculé comme suit :

$$\text{G100} = [(\text{poids sec} / 0,88) \times 100] / \text{nombre de fèves}.$$

d. La teneur en caféine

Les analyses de la teneur en caféine d'un caféier sont faites individuellement sur du café vert comprenant au minimum 30 grains par échantillon (Le Pierrès *et al.*, 1989). Les dosages ont été effectués par chromatographie en phase gazeuse (HPLC) au laboratoire de Chimie et Technologie de l'IRCC/CIRAD de Montpellier. Les teneurs sont exprimées en % du poids sec.

e. La qualité organoleptique

Une mise au point technique a été nécessaire pour pouvoir effectuer des dégustations au niveau du laboratoire.

La principale difficulté tient à l'obtention d'une torréfaction homogène des lots, indépendamment de la provenance, de la nature des cafés ou de la grosseur des grains. Elle a été résolue en s'inspirant des résultats de Reymond (1982), pour qui le meilleur critère d'homogénéité de la torréfaction est la perte de poids par transformation de la matière sèche à la chaleur. Le "grillage" optimum (à notre goût) correspond à une perte de masse de 2,8 % de la matière sèche. Le contrôle de la diminution de poids d'un café, à teneur en matière sèche connue, est fait directement sur une balance de précision (Max : 5 kg ; d = 0,1g), où est placé un petit torréfacteur de ménage (température d'environ 180 °C pendant 15 minutes). Dès que la perte pondérale affichée est atteinte, le café est immédiatement refroidi.

Les infusions sont préparées à raison de 25 g de mouture pour 300 ml d'eau. Les dégustations se font par série de 6 échantillons parmi lesquels 2 sont identiques (servant à écarter les résultats des dégustateurs qui ne les auraient pas reconnus). La classification des cafés par les dégustateurs est faite suivant 5 critères : Arôme, amertume, acidité, corps, et appréciation générale.

6. Incompatibilité et affinité de greffes

Des mauvaises soudures de greffe ont été remarquées dès les années 1980 en Côte-d'Ivoire. De jeunes arbres vigoureux de la collection F2 de *C. arabica* greffés par la méthode de "greffe-bouture" sur un clone *C. canephora* étaient cassés par le vent, tandis que des greffes analogues faites avec l'espèce *C. congensis* ou des caféiers de la Nana sur le même clone porte-greffe *C. canephora* résistaient parfaitement à la fracture. Les observations de la région de suture entre porte-greffe et greffon ont montré que des défauts d'union entre les deux partenaires dans les combinaisons *C. arabica* / *C. canephora*, alors que les greffes de *C. congensis* ou les caféiers de la Nana sur *C. canephora* ne présentaient aucune anomalie de liaison. Dans ce dernier cas la soudure entre les sujets se faisait parfaitement, devenant invisible (disparition du bourrelet de greffe) tout en conférant une bonne solidité à la greffe.

Dans les greffes, il est important de distinguer la reprise, du comportement ultérieur de la greffe. Pendant la première phase, où se font les accolements par cicatrisation grâce à la formation de cals entre les partenaires, se détermine le pourcentage de réussite. Seules les compatibilités de greffes, caractérisées par la qualité de soudure entre les bois et les libers des

deux partenaires greffés et par le fonctionnement végétatif, ne s'exprimeront qu'au cours de la deuxième phase après la reprise.

Une expérimentation a été conduite sur une série de 5 greffes par combinaison, associant *C. arabica* à d'autres caféiers : *C. canephora*, *C. congensis*, *C. liberica* et arabusta, dans un greffage réciproque (greffon A / porte-greffe B et greffon B /porte-greffe A). Ces greffes sont comparées à des témoins :

- des plants homologues non greffés ;
- des autogreffes de *C. arabica* et *C. canephora* ;
- des surgreffes avec emploi de *C. congensis* ou *C. liberica* comme intermédiaires dans l'association de *C. arabica* sur porte-greffe *C. canephora* (*C. arabica* / *C. congensis* / *C. canephora* ou *C. arabica* / *C. liberica* / *C. canephora*).

Les symptômes d'incompatibilité (Le Pierrès, 1987b) sont décelés sur des arbres âgés de plus d'un an en nous inspirant des techniques courantes pratiquées en arboriculture fruitière par plusieurs auteurs (Srinivasan et Vishveshwara, 1980 ; Van Der Vossen et Walyaro, 1981 ; Herrero, 1951 ; Brossier, 1965 ; Duquesne, 1969 ; Brian et Duron, 1971). Plus précisément, nous avons examiné *de visu* :

- l'aspect extérieur du bourrelet de greffe où nous jugeons de l'homogénéité du liber de jonction et de la forme des involutions cambiales ;
- après enlèvement de l'écorce, les défauts éventuels de continuité du bois entre partenaires, permettent de séparer facilement les greffes incompatibles, des greffes compatibles ;
- des coupes longitudinales des troncs au niveau de la greffe confirment les résultats des précédentes observations ; celles-ci rendent compte clairement de la discontinuité plus ou moins prononcée entre les bois des partenaires vers l'intérieur et du liber du côté externe. La greffe compatible, généralement sans bourrelet, montre une bonne suture des xylèmes des partenaires contrairement à la greffe incompatible.

Par ailleurs pour estimer l'affinité dans les associations nous proposons de considérer les caractères de vigueur comme cela se pratique sur la vigne (Rives, 1971). Cinq classes de vigueur ont été définies (note A : très vigoureux, à E : très faible).

D. L'ANALYSE DES DONNEES

Les données quantitatives et qualitatives rassemblées à partir des mesures des caractères morphologiques, de fertilité, et de production ont été traitées statistiquement. Les techniques choisies relèvent des statistiques univariées et multidimensionnelles. Les calculs ont été commencés à l'OCM (Office Central de la Mécanogr.) d'Abidjan avec un programme SPSS (Univ. of Chicago, 1978) et les bibliothèques ADDAD (Ass. pour le dével. et la diff. des données, 1981), puis complétés à l'ORSTOM sur micro-ordinateurs PC à l'aide du logiciel NDMS de l'ORSTOM (Noirot, Dejardin, Mullon, Savy, c. pers.).

1. Statistiques univariées et bivariées

Les méthodologies de biométrie utilisées sont celles de Vessereau (1960), Schwartz (1963), et Dagnélie (1970). Elles vont servir à décrire la variabilité et à s'assurer de la validité des variables mesurées ou calculées, prises séparément, avant leur intégration dans les analyses multivariées. Elles portent sur :

- l'analyse des distributions pour permettre de les visualiser et de les comparer ;
- les transformations nécessaires à l'application des méthodes utilisant la loi normale, comme par exemple le caractère de production qui sera transformé en sa racine carré ;
- l'analyse de la variance à un ou plusieurs critères de classification, afin de déterminer la part de variance, imputable aux facteurs étudiés un à un, dans la variabilité observée.

Les analyses de la variance de la production et de la fertilité gamétique de l'arabusta *s. s.* seront faites suivant le modèle mixte (Dagnélie, 1970) à trois critères de classification dont deux sont fixes (Bloc et année) et un aléatoire (croisement). En analyse bivariée sont calculés notamment les coefficients de corrélation, à partir desquels par élévation au carré le coefficient de détermination est calculé.

2. Analyses multidimensionnelles.

Elles permettent après traitement de représenter simultanément plusieurs variables d'après les liaisons entr'elles (Fénelon, 1981). Les deux techniques utilisées sont l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances.

a. L'analyse en composantes principales normées (ACP).

Elle s'applique aux données quantitatives distribuées normalement. Le logiciel NDMS basé sur l'utilisation des coefficients de Pearson (1926) et les analyses de Hotelling (1933) recherche les principaux axes d'inertie d'un nuage multidimensionnel, où l'information groupée est fournie à partir d'un nombre important de variables observées et va être redéfinie par des variables synthétiques ou "facteurs" non corrélés entre eux. Leur détermination se fait selon le critère du maximum de variance entre individus par leur valeur propre, qui exprime pour chaque axe un pourcentage de l'inertie totale du nuage de points. Les axes sont classés suivant leur importance, puis utilisés dans des représentations graphiques à plusieurs systèmes d'axes orthogonaux. Parmi les résultantes des processus naturels, l'interprétation des ACP dégage dans la variabilité étudiée des effets biologiques imperceptibles *de visu*, qui seront alors représentés séparément sur tel ou tel axe. A la limite : à un axe correspond une réaction biologique indépendante. Il faut cependant rester prudent sur l'interprétation "biologique". En effet, une forte inertie rend compte de la répétition d'informations pour expliquer le même phénomène biologique, tandis que la faible inertie instruit de l'existence de données aléatoires, parfois contradictoires, qui interdisent une quelconque explication de l'axe correspondant. Une précaution doit être prise pour éviter la même inertie de deux facteurs, car ceux-ci n'auraient alors aucun sens (anomalie particulière observée dans une simulation de données relatives à des phénomènes indépendants et mesurées par un même nombre de variables). Un déséquilibre artificiel de l'inertie est obtenu par la création de nouvelles variables, ou/et l'utilisation de variables supplémentaires. De même ne sont considérées dans l'interprétation des facteurs que les variables qui leurs sont fortement corrélées ($|r| > 0,80$) (Noirot, c. pers.).

b. L'analyse factorielle des correspondances (AFC).

La technique est analogue à celle de l'ACP, mais s'applique aux données qualitatives (Fénelon, 1981). Son utilisation est plus souple et plus large, puisqu'elle peut traiter aussi des variables quantitatives, normales ou non, après un recodage en variables qualitatives.

Chapitre III

L'OBTENTION ET L'OBSERVATION DES HYBRIDES

A. L'OBTENTION DES HYBRIDES

B. LA VARIABILITE MORPHOLOGIQUE DES HYBRIDES

A. L'OBTENTION DES HYBRIDES

L'obtention des hybrides est influencée par les barrières à l'hybridation interspécifique dont les niveaux d'apparition peuvent être plus ou moins tardifs, et les expressions plus ou moins prononcées. Deux études ont été réalisées sur ce sujet : la première traite des affinités gamétiques naturelles de *C. arabica* pour *C. canephora* en fécondation libre ; la deuxième étude montre l'influence des niveaux de ploïdie des géniteurs sur la réussite des croisements.

1. La fécondation naturelle de *C.arabica*

a. Les témoins "fécondation libre" (FL)

L'espèce autocompatible *C. arabica* n'a pas un taux d'autogamie de 100 % en conditions de plantation. L'autofécondation est favorisée par la cléistogamie de certains génotypes, ou pourrait être dû à l'isolement de ses pieds ou de ses fleurs (dans un manchon, ou par décalage de floraison). Le rôle de l'allofécondation associée à de l'autofécondation est de produire des descendances hétérogènes. Quand l'allopollinisation s'effectue par le pollen d'une autre espèce, on trouve des hybrides interspécifiques dans la descendance.

Des contrôles de FL ont été faits en altitude au Tonkoui (1100 m) et en basse altitude à Divo entre 1975 et 1985, parallèlement à la réalisation de quelques uns de nos croisements. Les taux de fructification observés sur de bonnes floraisons à Man et à Divo sont portés dans le tableau 16.

Tableau 16 : Taux de fructification (fruits pour 100 fleurs) en fécondation libre de *C. arabica*

Lieux d'observation	Années	taux de fructification (%)
Tonkoui (1100 m)	1975	67
Tonkoui	1978	54
Tonkoui	1979	61
Divo (300 m)	1982	68
Divo	1985	55

Le taux de fructification moyen des FL de *C. arabica*, autour de 61 %, est relativement stable. Il constitue une excellente référence pour bien situer les pourcentages de réussite en hybridation contrôlée. Compte tenu de la qualité du remplissage des fruits, on obtient approximativement 100 bonnes graines pour 100 fleurs chez *C. arabica*.

Les pertes non imputables aux barrières à l'hybridation ont été évaluées par comparaison de croisements manuels faits en 1975 entre différents géniteurs *C. arabica* et les fécondations libres homologues. Pour un taux de fructification moyen de 67 % en FL, nous avons enregistré une réussite moyenne de 31 % pour les croisements contrôlés intra-arabica. **La forte diminution des rendements de fructification d'environ 50 % est imputable aux conditions expérimentales (castration, pollinisation manuelle différée, isolement).**

En fait, pour situer la réussite des croisements interspécifiques, il est indispensable d'avoir deux témoins sur le même géniteur femelle :

- la FL qui donne le fonctionnement potentiel et naturel de l'individu en pollinisation intraspécifique dans les conditions d'environnement de l'étude ;
- le croisement artificiel avec du pollen frais compatible de la même espèce, dont le résultat comparé au précédent permet d'évaluer les réussites relatives en hybridation contrôlée.

b. L'hybridation naturelle par des pollinisateurs *C. canephora*

Les fécondations d'ovules *C. arabica* par du pollen de caféiers diploïdes sont réputées conduire à des graines squamiformes dont le développement de l'albumen pentaploïde reste imparfait. Ceci a été remarqué tant dans les croisements avec les *Eucoffea* (Sybenga, 1960 ; Berthaud, 1977), qu'avec les *Mascarocoffea* (Charrier, 1978). De telles graines hybrides seraient contre-sélectionnées lors de la préparation des semences, d'où la rareté des hybrides naturels triploïdes dans les pépinières d'*arabica*.

Une observation mettant en parallèle la qualité de l'albumen des graines et la nature hybride (ou non), a été conduite sur les fruits d'une récolte intégrale d'un caféier *arabica* isolé, planté parmi des *C. canephora*. Le dépulpage mécanique des 5990 fruits de la récolte (figure 10), puis le trempage dans l'eau pour flottaison a permis de distinguer les lots des graines suivantes contenues dans l'endocarpe (parche) :

- lot 1(Nf) : 9356 (78 %) loges pleines non flottantes à graines normales ;
- lot 2 (Pu) : 1432 (12 %) loges à graines incomplètement formées passant avec les pulpes ;
- lot 3 (Fl): 1192 (10 %) loges flottantes en parche à graines défectueuses.

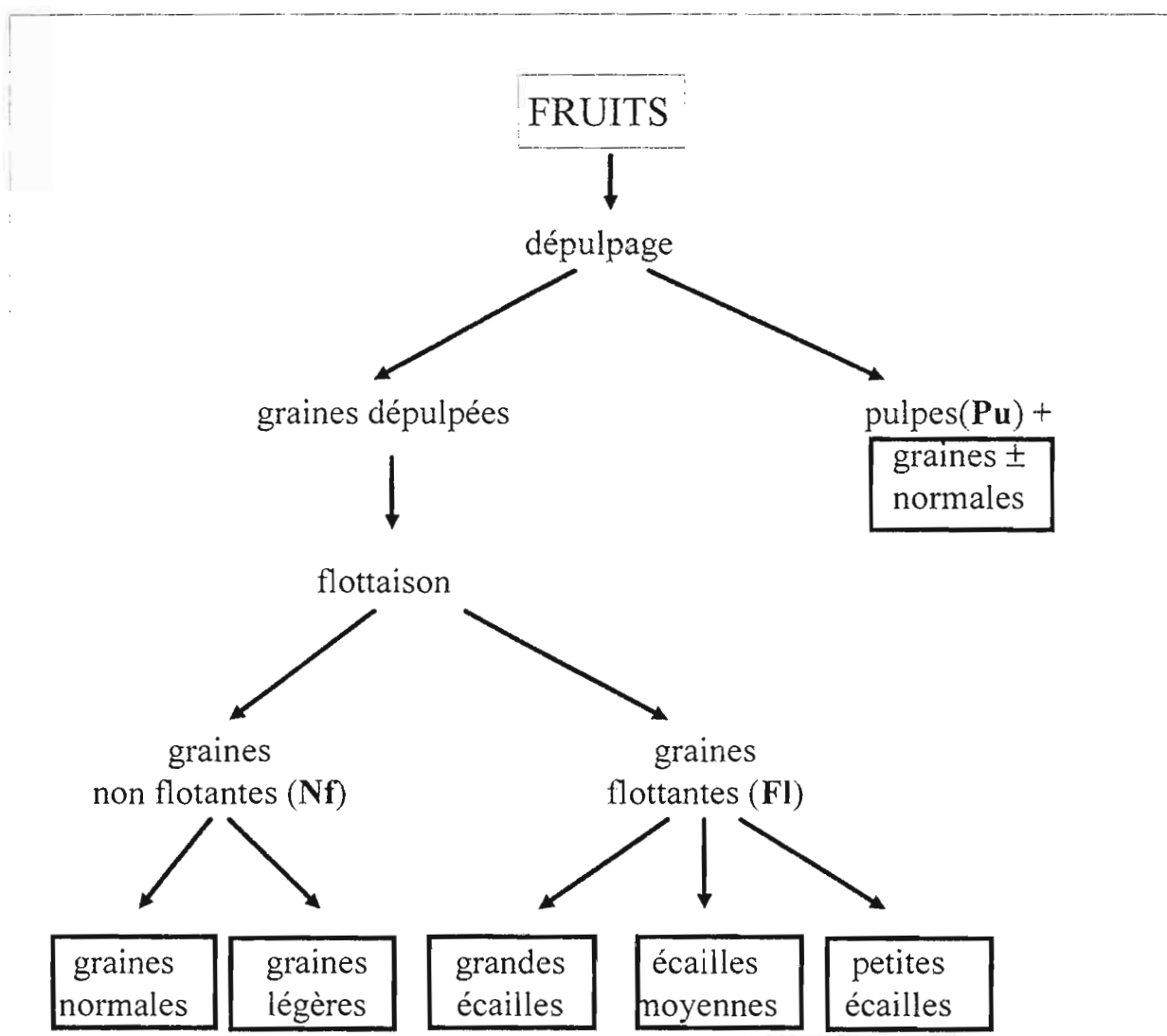


Figure 10 : Schéma synoptique d'obtention des lots de graines.

Les deux derniers lots sont composés en majorité de loges aplaties en "écaille" (sans graine) et de loges mal remplies, contenant des graines plus ou moins défectueuses. Les loges en écaille, sans graine associées aux graines caracolis dont le taux global est de 4,1 %, entrent pour 19,5 % et 17,9 % dans les "Pu" et "Fl" respectivement.

En retirant ces loges en "écaille", le poids moyens d'une graine fraîche en parche dans les trois lots initiaux sont respectivement de : 160 mg, 91 mg, et 93 mg.

Après déparchage manuel, on a distingué différentes catégories de graines : par soufflerie différentielle (au catador) dans le 1er lot (Nf), et par contrôle visuel de la taille des écailles dans le 3ème lot (Fl) qui n'avait que des graines flottantes. Dans chacun de ces lots, nous avons créé des sous-catégories de graines (tableau 17) :

Tableau 17 : Allopollinisation chez *C. arabica* : Obtention d'hybrides interspécifiques naturels suivant la qualité des graines

loges	catégories de graines	loges	graines semées		plantes		
		% vides	nombre	%	% levées	% viables	% hybrides
Nf	normales	0	338	100	71	100	0
	légères		64				
Pu	avec les pulpes	19,5	119	57 *	52	87	14,8
Fl	grandes écailles	17,9	218	74 **	88	91	0
	écailles moyennes		472				
	petites écailles		195				

codes des loges : (Nf) = non flottantes ; (Pu) = passant avec les pulpes ; (Fl) = flottantes.

* 24 % de graines blessées par écrasement n'ont pas été semées

** 7,9 % de graines tachées noirâtres n'ont pas été semées

Le contrôle de l'état sanitaire a permis de trier les graines capables de germer. La catégorie "Nf" n'ayant aucune graine défectueuse, nous n'avons pris qu'un sous-échantillon de 402 graines dont 338 normales et 64 légères. Le lot 2 (Pu) issu des pulpes a lui aussi été représenté par un sous-échantillon de 119 graines semées (57 % du prélèvement) dont 24 % des graines de "Pu" blessées au dépulpage ont été retirées. Enfin le lot 3 pris dans sa totalité a donné 885 graines bonnes à semer (74 %) ; 7,9 % de graines altérées, à albumen noirci pourraient être des génotypes hybrides létaux ou anormaux qui n'existent pas dans les graines dans les résultats de fécondations entre *C. arabica*.

Les pourcentages de levée des plantules sont supérieurs à 70 % pour le lot de graines normales, alors que les graines à albumen mal formé ou déficient germent mal à environ 50 %. Les plantules ont présenté une bonne viabilité, supérieure à 80 % pendant leur première année de pépinière, quel que soit le lot de provenance. Le repérage des hybrides à 18 mois, parmi leurs demi-frères arabica, a permis d'observer de grandes différences en ce qui concerne la fréquence des hybrides suivant les catégories de graines qui leur ont donné naissance. Le lot avec les albumens à petites écailles se distingue très nettement en donnant 94 % d'hybrides. Quelques hybrides sont aussi issus des autres petites graines. Les grandes écailles n'ont pas donné un seul hybride. Ceci montre déjà que **la nature hybride des graines est responsable de leur anomalies de développement, avec des déficiences plus ou moins fortes en albumen.**

Les principales déductions tirées de cette étude sont :

- * 4,1 % des ovules analysés dans les fruits n'ont pas produit de graines, soit par manque de fécondation ou à la suite d'un avortement précoce, c'est aussi le taux de caracolis correspondant au développement du 2ème ovule de l'ovaire en une graine de forme arrondie ;
- * 4,9 % des ovules ont donné des hybrides interspécifiques et probablement 0,8 % d'hybrides létaux à la germination des petites graines squamiformes ; ces hybrides doivent résulter d'une allopollinisation du pied isolé *C. arabica* avec ses voisins *C. canephora* ; ceci représenterait alors un taux de 5,7% d'allopollinisation qui peut être assimilé au pourcentage de pertes ovulaires chez *C. arabica* pour faire du café marchand dans les plantations mixtes entre les deux espèces cultivées, puisque les albumens résultant de ces croisements sont défectueux ;
- * **le taux de 5,7 % d'hybrides naturels est comparable aux taux moyens de 9,4 et 5,8 % d'hybridations illégitimes de *C. canephora* tétraploïdes femelles par *C. arabica* mâle trouvés en 1970 et 1971 par Capot (1972) ;**
- * la moitié des petites graines squamiformes germent et donnent un maximum d'hybrides viables ;

- * les hybrides proviennent aussi de graines à grosseur intermédiaire, partiellement remplies en albumen ;
- * l'hybridation interspécifique avec *C. canephora* est responsable du mauvais remplissage des albumens de 33 % des graines flottantes, et de 48 % du total des rejets après l'opération du dépulpage.

2. La réussite des hybridations contrôlées

C. arabica a été croisé avec les caféiers naturellement 2x ou après tétraploïdisation.

a. Les croisements *C. arabica* x *C. sp.* 2x

Avec les caféiers diploïdes, toutes les tentatives de croisements utilisant le pollen de *C. arabica* ont échoué. Les essais portaient sur plusieurs milliers de fleurs et une dizaine de génotypes de chacune des espèces : *C. canephora*, *C. liberica* et *C. dewevrei*.

Six combinaisons interspécifiques ont été tentées en utilisant *C. arabica* comme parent femelle. Les réussites en nombre de fruits (tableau 18) sont variables, jamais nulles. Les pourcentages de réussite sont comparés aux résultats des FL de *C. arabica* qui ont été effectuées en même temps en Côte-d'Ivoire (v. tabl. 16 p. 87). Ils sont très élevés de l'ordre de 40 à 50 % pour les hybridations interspécifiques avec les caneporoïdes (*C. canephora*, *C. congensis*) et *C. racemosa*. Pour les libério-excelsoïdes et *C. stenophylla*, les résultats sont de deux à trois fois plus faibles que les précédents : entre 14 et 21 %.

Comme nous l'avons observé pour les croisements naturels de *C. arabica* avec *C. canephora*, les graines des hybridations interspécifiques réalisées sont pour la plupart à albumen déficient, sauf avec *C. congensis* qui présente une majorité de graines normales et très peu de graines squamiformes. Ce résultat est original par rapport à ceux de Charrier (1978) et de Berthaud (1977), qui n'ont pas trouvé de graines normales dans leurs croisements conduisant aux hybrides triploïdes.

Tableau 18 : Pourcentages de réussite des hybridations : ♀ *C. arabica* x ♂ *C. sp. 2x*
(fruits/fleurs en %)

♂ <i>C. sp. 2x</i> croisés avec	nombre de croisements	nombre de fleurs hybridées	réussite moyenne (en %)
<i>C. canephora</i>	40	5 583	50
caféiers de la Nana	18	2 980	46
<i>C. congensis</i>	12	1 725	45
<i>C. liberica</i>	25	4 203	21
<i>C. dewevrei</i>	17	3 347	14
<i>C. stenophylla</i>	7	1 563	20
<i>C. racemosa</i>	4	886	42
récapitulations	123	20 287	14 - 50

Au vu de ces résultats, l'obtention d'hybrides triploïdes entre *C. arabica* femelle et les caféiers diploïdes ne soulève pas de difficulté particulière. Semées fraîches, les graines squamiformes sont pratiquement toutes capables de germer, car elles renferment un embryon normal. Etant donné que ces graines n'ont pas de réserve suffisante, un grand nombre de ces hybrides meurt précocement dans les conditions normales de semis. Pour leur survie, il est alors nécessaire d'apporter des soins attentifs, par des arrosages appropriés plus fréquents. On peut suppléer au manque nutritionnel en greffant les jeunes hybrides sur des plantules de caféiers robusta ou arabica. La culture sur milieu nutritif des embryons serait aussi envisageable pour leur sauvetage.

Quelques hybrides tétraploïdes sont apparus parmi les triploïdes, véritables arabusta *l. s.* : 4 individus avec les caféiers de la Nana, 2 avec *C. congensis*, 2 avec *C. canephora*, et 1 avec *C. stenophylla*. Ils ont toute chance de provenir de la fécondation d'ovules de *C. arabica* par des diplogamètes de caféiers diploïdes.

b. Les croisements *C. arabica* x *C. sp. 4x*

Les hybridations au niveau tétraploïde donnent toutes des résultats dans les deux sens de croisement contrairement aux précédents. Tout en enregistrant des niveaux de réussite variables, les graines sont bien formées et de taille normale. Cependant, il peut arriver que des

généteurs tétraploïdes artificiels soient partiellement mixoploïdes. Dans ce cas le pollen collecté est hétérogène, constitué d'un mélange de pollen x et $2x$. De tels généteurs produisent en plus de graines normales une certaine proportion de graines squamiformes que nous avons semées à part ; celles-ci ont donné des plantes aberrantes aneuploïdes ou triploïdes normales.

1) L'exemple d'obtention des "kawisaris"

Cette série d'hybridations effectuées au Tonkoui, concerne 66 croisements où 10 *C. arabica* sont utilisés comme généteurs femelles et 12 clones libério-excelsoïdes tétraploïdes de première génération comme généteurs mâles. 12.000 fleurs ont été hybridées, elles ont produit au total 2769 fruits et 3766 graines. Les résultats exprimés en nombre de fruits et de graines obtenue pour 100 fleurs sont affichés dans le tableau 19.

A l'exception de quatre croisements ayant échoué pour cause d'accident, toutes les combinaisons tentées ont donné des graines hybrides. Les résultats sont très variables, avec les extrêmes suivants pour 100 fleurs : 2 fruits donnant 2 graines pour le minimum, et 58 fruits chargés de 73 graines pour la meilleure récolte. Les réussites moyennes sont de 22,4 fruits et de 29,5 graines pour 100 fleurs. Chaque fruit contient en moyenne 1,3 graine (figure 11).

Le calcul des corrélations entre le nombre de fruits et le nombre de graines révèle un coefficient de détermination maximal, proche de 1 ($r=0,99$). Notons l'absence de corrélation, entre le nombre de fleurs initiales d'un manchon et la fructification de ses ovaires. Les conditions de ces expérimentations ont été comparables pour la quantité de fleurs, la nature génétique ou l'état physiologique des branches porteuses des fleurs castrées et la réussite des hybridations.

OBTENTION ET OBSERVATION DES HYBRIDES

Tableau 19 : Réussite des hybridations *C. arabica* ♀ x *C. liberica* 4x au sens large

(A / B ; A : graines pour 100 fleurs ; B : fruits pour 100 fleurs)

♀ \ ♂	843	879	1029	1035	1063	1061	1007	1075	1082	1064	1083	1031	moy.
Ar 8	13/10	59/43	36/29	4/ 4	23/19	2/ 2	14/12	11/11	3/ 3	73/49	16/11	21/20	23/18
Ar10	28/21	40/31	25/20	20/16	43/33	26/19	21/14	25/18	37/27	19/13	15/11		27/20
Ar15	40/34	58/45	61/49	53/36	29/31	18/12	31/26	79/50	68/50	68/51	52/44	73/58	53/41
Ar40		25/14	19/17	14/12	12/10	6/ 4	38/25	68/39					26/17
Ar56	9/ 8	29/23	11/ 8	5/ 5	19/18	26/25							17/15
Ar39	5/ 04	51/37	10/ 8	5/ 5									18/14
Ar34	23/22	9/ 9	11/ 8	6/ 6									12/11
Ar33	45/34	64/40	37/31	92/64									60/42
Ar46	6/ 6	7/ 5	12/11	16/12									10/ 9
Ar37		42/31	18/15										20/15
moy.	21/17	38/28	24/20	24/18	25/22	16/12	26/19	46/30	36/27	53/38	28/22	47/39	29,5 22,4

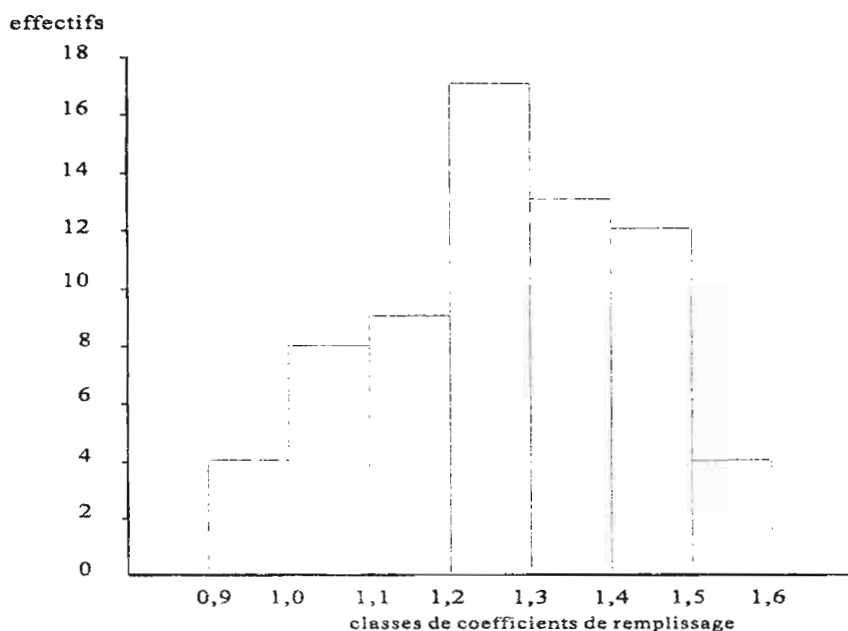


Figure 11 : Obtention des hybrides kawisaris. Histogramme du remplissage des fruits sur mère *C. arabica*

Tableau 20 : Analyses de la variance de la réussite des hybridations en fruits et en graines de *C. arabica* x *C. liberica* 4x au sens large

Sources de variation et (ddl)	% de fruits récoltés		graines/fruit	
	carrés moyens	F	carrés moyens	F
<i>C. arabica</i> femelle (9)	1037	7,57 ***	0,0277	1,21 NS
<i>C. liberica</i> mâle (11)	253	1,85 NS	0,0299	1,30 NS
résiduelle (45)	137		0,0229	

NS non significatif ; *** très hautement significatif ($\alpha=0,001$)

L'analyse de la variance sur le pourcentage de fruits formés met en évidence un effet très hautement significatif des parents femelles *C. arabica*, mais pas d'effet des géniteurs mâles tétraploïdes artificiels (tableau 20). Quant au remplissage des fruits, on ne note aucune influence des géniteurs *C. arabica* et tétraploïdes (tableau 21). De ces deux caractères, le premier ayant un coefficient de variation (CV) de 74 % est 6 fois plus variable que le second qui a un CV de 12 %. Les succès calculés au travers du pourcentage de fruits récoltés varient respectivement de 9 à 52 % pour les *C. arabica* et de 13 à 39 % pour les tétraploïdes. Le coefficient de remplissage des fruits, qui a pour valeur moyenne 1,31, varie relativement peu

entre les valeurs extrêmes 1,22 et 1,42 fève par fruit. Ce remplissage des fruits par des graines hybrides est légèrement inférieur au remplissage des témoins "FL" d'arabica (géniteurs femelles) qui ont produit en moyenne 1,39 graine par fruit. Les différences significatives de réussite des hybridations, ne seraient dues qu'aux conditions extérieures de réalisation et sans doute à l'état physiologique du géniteur femelle *C. arabica*.

Tableau 21 : Réussite moyenne par géniteur des hybridations *C. arabica* mâles x *C. liberica* femelles 4x au sens large (% de fruits récoltés et remplissage des fruits)

Géniteurs femelles : <i>C. arabica</i>			Géniteurs mâles : <i>C. liberica</i> 4x		
Origines	% fruits	graines/fruit	Numéros	% fruits	graines/fruit
Ar46	9	1,25	1061	12	1,22
Ar34	11	1,28	843	17	1,24
Ar39	14	1,26	1035	18	1,26
Ar56	15	1,22	1007	19	1,35
Ar40	17	1,36	1029	21	1,25
Ar 8	18	1,24	1063	22	1,31
Ar10	20	1,37	1083	22	1,36
Ar37	23	1,34	1082	27	1,26
Ar15	41	1,33	879	28	1,39
Ar33	42	1,42	1075	30	1,36
			1064	38	1,49
			1031	39	1,35

2) Le cas général des arabusta l. s.

Au cours des 10 années de croisements interspécifiques, toutes les combinaisons tentées ont donné des fruits hybrides avec des taux moyens de réussite très variables (tableau 22). Nous avons recherché l'origine de cette variation dans l'influence de l'espèce, du sens de croisement, ou de l'année. L'effet année existe indéniablement : par exemple l'année 1988 a été très mauvaise pour faire des hybridations à cause d'une grande saison sèche sévère en début d'année ; la meilleure année pour les hybridations a été 1982 en raison de conditions climatiques favorables à la floraison.

Tableau 22 : Réussite des hybridations interspécifiques dans les combinaisons arabusta *l. s.* suivant les groupes hybrides et les années (fruits/100 fleurs)

<i>C. arabica</i> x	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	Maximum
<i>C. canephora</i>											26 (4 377)
D		20	18	*	*					*	
R		26		13							
<i>C. congensis</i>											23 (1 479)
D	*	*	*	21	7	23	10	*	*		
<i>C. liberica</i> et <i>C. dewevrei</i>											23 (1 413)
D	23	16									
R		6		*							
congusta											34 (15 034)
formule 23		19	*	16	16		31	23	*	6	
D				17	10		26	*		3	
R											
formule 32			*	34	22		*	22	*	9	
D				*	18		22	*		10	
R											
(Lib x Can)											30 (322)
D			30								
(Lib x Con)											11 (163)
D				*	*		11				
R					*						
divers											30 (1 399)
D			*		*	*	30	*	*		
R					*		29				
Maximum /an	23 (3 806)	26 (3 517)	30 (675)	34 (5 640)	22 (3 337)	23 (451)	31 (2 808)	23 (1 601)	*	10 (1 770)	34 (26 917)

Légende :

* = combinaisons réalisées : nombre de fleurs estimé, ou nombre insuffisant de combinaisons ($n < 6$)D = combinaison directe sur *C. arabica* femelle ;R = combinaison réciproque avec du pollen *C. arabica* ;Lib x Can = *C. liberica* x *C. canephora* ;Lib x Con = *C. liberica* x *C. congensis* ;23 = congusta obtenus sur *C. canephora* femelle ;32 = congusta obtenus sur *C. congensis* femelle ;divers = *C. stenophylla*, et hybrides avec *C. racemosa*, et *C. sp. X.*

(chiffre) : nombre de fruits récoltés dans les hybridations

Concernant les effets spécifiques, les hybridations sur 10 ans ne montrent aucune différence notable, quels que soient la nature des espèces hybridées avec *C. arabica* et le sens des croisements. Les moyennes maximales enregistrées par espèce, donnent une bonne évaluation du potentiel de la réussite. Les 3 espèces *C. canephora*, *C. congensis*, *C. liberica* croisées avec *C. arabica* conduisent alors à des réussites de l'ordre de 23 à 26 fruits pour 100 fleurs. Des réussites moyennes semblables sont aussi obtenues en faisant des hybrides 3 voies, tels que *C. arabica* x *congesta* 4x, *C. arabica* x (*C. liberica* x *C. canephora*) 4x et *C. arabica* x (*C. liberica* x *C. congensis*) 4x. Au total près de 35 000 graines hybrides ont été créés.

En définitive, tous les caféiers diploïdes doublés qui ont été croisés avec *C. arabica* n'ont pas montré de barrières à l'hybridation dans les deux sens de croisement.

3. Le contenu des graines hybrides

Les hybridations interspécifiques de *C. arabica* avec les autres caféiers donnent des réponses variables pour la formation des graines hybrides dues principalement aux niveaux différents de ploïdie des espèces hybridées et le sens du croisement comme cela est connu chez de nombreuses plantes comme le croisement *Ipomea babatas* (6x) x *I. trifida* (2x) (Hartana *et al.*, 1992). A la création des hybrides, la graine connaît parfois un développement anormal traduisant une stérilité post-zygotique tel qu'il a été rapporté chez les hybrides "sauvages" x "cultivés" de mils pénicillaires pour la dégénérescence de l'albumen (Amoukou, 1993), ou d'autres fois ce sont les embryons qui sont mal développés comme dans le cas des hybrides interspécifiques entre actinidies à niveaux différents de ploïdie (Rocca Serra, 1992). Avant d'étudier les hybrides, il est nécessaire de se référer au développement normal de la graine.

a. Le développement embryologique

La synthèse bibliographique ci-après sur *C. arabica* et les espèces d'Afrique de l'Ouest et du Centre résume les phases de la formation de la graine à partir des observations des cytologistes : Mendes (1941), Orlido et Capinpin (1941), Chinnapa et Vishveshwara (1964), Medina *et al.* (1971). Leurs travaux ont permis d'élucider le développement de l'embryon et de l'albumen à partir de la double fécondation, et de mettre en évidence des

perturbations du nombre de chromosomes et des niveaux de ploïdie en fonction des croisements considérés.

Le développement de la graine de *C. arabica* peut se résumer comme suit (tableau 23) :

- 1- avant la fécondation l'ovaire a deux locules contenant chacun un ovule anatrope ;
- 2- la double fécondation est classique. Elle intervient le jour de l'ouverture des fleurs environ une douzaine d'heures après le début de la floraison, mais peut se poursuivre pendant 24 heures. A la fécondation le tube pollinique pénètre dans le sac embryonnaire en passant par-dessus les synergides ;
- 3- les premiers jours après la fécondation le sac embryonnaire augmente de volume, sans se diviser, en repoussant vers l'extérieur les cellules internes du tégument ;
- 4- le zygote a un développement rapide en 3 mois, mais avec un mois de retard par rapport à celui de l'albumen.
- 5- l'albumen croît dans la structure préformée par l'ovule. Sa première division intervient vers le 24ème jour après la floraison. Il remplace entièrement les tissus internes du nucelle au 100ème jour et poursuit son évolution en durcissant puis en blanchissant jusqu'à la maturité complète de la graine.

Tableau 23 : Chronologie des étapes dans la formation de la graine du caféier *C. arabica* après la floraison (d'après Mendes, 1941)

durée après la fécondation	développement cytologique
12 heures	la double fécondation s'effectue ;
8 jours	le zygote augmente de taille ;
18-20 jours	fusion des 2 noyaux ;
24 jours	1ère division de l'albumen ;
60 jours	1ère division du zygote alors que l'albumen a 120 cellules ;
90 jours	fin du développement du zygote ;
100 jours	l'albumen occupe complètement l'intérieur du nucelle ;
140-150 jours	différenciation des cotylédons ; l'embryon est entièrement formé ;
160 jours	le sillon en fente de l'albumen est visible.

Les dénombrements chromosomiques des albumens montrent des niveaux de ploïdie variables, différents du nombre standard de chromosomes 3x pour les diploïdes, ou à 6x pour les tétraploïdes comme *C. arabica*. D'après Mendès (1941), les niveaux de ploïdie des albumens vont ainsi de 3x à 4x, 5x, 6x, 7x, et même jusqu'à 11x chez les deux espèces tétraploïdisées : *C. canephora* et *C. eugenioides* (sans doute à partir de diplogamètes) .

L'aneuploïdie des albumens est également très fréquente. Medina *et al.* (1971) la signale dans 17 % des cellules de *C. canephora*, 15 % chez *C. dewevrei*, un peu moins chez *C. arabica*, et jusqu'à 78,2 % chez l'hybride "387" (*C. arabica* x *C. dewevrei*). Chez les albumens à 5x ou 6x, les nombres de chromosomes varient respectivement de 53 à 55 et de 64 à 70 chromosomes. De même, les auteurs ont compté de 83 à 93 chromosomes dans les albumens 8x et de 119 à 138 chromosomes dans les albumens 12x. Medina *et al.* (1971) supposent trois origines possibles à l'aneuploïdie des albumens :

- par endoréplication de quelques uns des chromosomes ;
- les anaphases irrégulières provoquent des pertes de chromosomes.

b. les interactions génomiques dans les tissus embryologiques des hybrides

La non viabilité des F1 peut résulter d'incompatibilités géniques ou cytoplasmiques entraînant la mort du zygote à n'importe quel stade de développement. Le sens de croisement influence la facilité d'obtention des hybrides : dans le croisement *C. arabica* x *C. canephora* 2x, *C. arabica* femelle donne des descendances à partir de graines en écaille, alors que le croisement réciproque ne conduit à aucune nouaison. Le sens du croisement peut aussi avoir une influence plus tardive comme Louarn (1992) l'a signalé dans l'hybridation *C. eugenioides* x *C. canephora* où les combinaisons sur *C. eugenioides* femelle donnent des graines embryonnées qui germent mal, alors que les croisements réciproques ont peu de graines à germination normale. Thompson (1930 cité par Allard, 1960) avait attribué ce phénomène constaté chez le blé à la différence de balance chromosomique au niveau de l'albumen.

Dans les croisements avec *C. arabica*, on a trois cas de figures :

- des graines normales dont l'albumen est de type hexaploïde : 22+22+22 chromosomes (à l'aneuploïdie près) dans les croisements intra-arabica ou les hybridations interspécifiques de *C. arabica* avec des diploïdes tétraploïdisées dans les deux sens de croisement ;
- des graines squamiformes à albumen mal formé pentaploïde : 22+22+11 chromosomes de la combinaison *C. arabica* femelle x *C. canephora* mâle ;
- pas de nouaison dans la combinaison réciproque de la précédente qui devrait théoriquement produire de l'albumen tétraploïde : 11+11+22 chromosomes.

Dans ces croisements qui impliquent *C. arabica*, le niveau chromosomique influence le remplissage de l'albumen (tableau 24).

Tableau 24 : Interactions génomiques au niveau de l'embryon et de l'albumen chez *C. arabica*, *C. canephora* et leurs hybrides.

généiteurs femelle x mâle	génomés des embryons (ploïdie)		génomés des albumens (ploïdie)		types de graines
<i>C. arabica</i> x <i>C. arabica</i>	A-A	(4x)	<u>A-A-A</u>	(6x)	normal
<i>C. canephora</i> x <i>C. canephora</i>	C-C	(2x)	<u>C-C-C</u>	(3x)	normal
<i>C. canephora</i> (4x) x <i>C. canephora</i> (4x)	C-C-C-C	(4x)	<u>C-C-C-C-C-C</u>	(6x)	normal
<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i> (4x)	A-C-C	(4x)	<u>A-A-C-C</u>	(6x)	normal
<i>C. canephora</i> (4x) x <i>C. arabica</i>	A-C-C	(4x)	<u>A-C-C-C-C</u>	(6x)	normal
<i>C. arabica</i> x <i>C. canephora</i>	A-C	(3x)	A-A-C	(5x)	squamiforme
<i>C. canephora</i> x <i>C. arabica</i>	A-C	(3x)	A-C-C	(4x)	0
<i>C. arabica</i> x hexaploïde	A-A-C	(5x)	<u>A-A-A-C</u>	(7x)	normal
hexaploïde x <i>C. arabica</i>	A-A-C	(5x)	<u>A-A-A-C-C</u>	(8x)	normal

A : génome composite d'un gamète *C. arabica* (composé des 2 génomes à 11 chromosomes : A₁ et A₂) ;

C : génome d'un gamète *C. canephora* (à 11 chromosomes) ;

hexaploïde : hybride 3x (*C. arabica* x *C. canephora*) doublé à la colchicine ;

les génomes "en soulignés" de l'albumen expliqueraient leur développement.

Les effets des balances génomiques embryon/albumen n'expliquent pas le remplissage des albumens. L'élévation du niveau chromosomique avantage leur développement comme dans l'exemple des graines triploïdes obtenus sur *C. arabica* femelles qui sont squamiformes alors que les génotypes similaires d'albumens mais ayant plus de chromosomes sont normaux.

On en déduit que les graines seront normales s'il y a au moins dans l'albumen l'une des alternatives suivantes :

- 3 génomes de *C. arabica* (AAA) (normal chez l'espèce) ;
- 3 génomes de *C. canephora* (CCC) (normal chez l'espèce) ;
- 2 génomes complets de *C. arabica* (AA) associé à 2 génomes de *C. canephora* (CC).

Les albumens qui n'ont pas l'une de ces combinaisons de dosages génomiques sont squamiformes (exemple des triploïdes : femelle *C. arabica* x *C. canephora*) ou inexistantes (cas de l'hybridation entre les deux espèces cultivées avec du pollen *C. arabica*).

L'hypothèse selon laquelle la réalisation de l'albumen serait rendue très difficile quand le géniteur mâle a moins de chromosomes que le partenaire femelle ne se vérifie pas dans notre cas. En effet, les hexaploïdes rétrocroisés dans les deux sens avec *C. arabica*, donnent des graines à embryon pentaploïde et à bon développement de leur albumen. Ces observations montrent que :

- il est plus difficile de faire un albumen qu'un embryon d'après De Reffye (1974) ;
- il faut un dosage génomique minimal (3 génomes) de l'une, ou l'autre espèce, ou des deux à la fois (2 génomes de chacune) pour faire une bonne graine à albumen normal ;
- les deux génomes A_1 et A_2 de *C. arabica* ayant pourtant chacun 11 chromosomes comme le génome de *C. canephora* ne sont pas équivalents individuellement à ce dernier ;
- les croisements donnant des triploïdes ne sont pas tous similaires puisque des graines 3x obtenues avec *C. congensis* sont normales ; le génome apporté par *C. congensis* aurait une parenté (A') avec celui de *C. arabica* de telle sorte que le génome de l'albumen AAA' aurait une constitution se rapprochant de l'albumen normal $AAA (=A_1A_2/A_1A_2/A_1A_2)$ de *C. arabica*.

Dans toutes nos hybridations impliquant *C. arabica*, il n'existe pas d'obstacles qui empêchent la fécondation, puis la formation de l'embryon, que ce soit dans l'un ou l'autre sens de croisement, sauf dans le croisement *C. canephora* femelle x *C. arabica*. Les problèmes apparaissent seulement lors de la création d'hybrides 3x comme celui avec *C. canephora* dans l'interaction de l'embryon avec les tissus environnants. On trouve cependant quelques graines sans embryon dans toutes les combinaisons hybrides de *C. arabica*. Leur quantité représente un pourcentage inférieur à 5 %, et en accord avec les résultats de De Reffye (1975) qui a trouvé les taux enregistrés sur les espèces parentales : 1 à 10 % pour *C. arabica* et 1 à 5 % pour *C. canephora*, équivalents à la moyenne trouvée sur *arabusta s. s.* : 2,8 %. L'incompatibilité ne s'exprime pas entre gènes et chromosomes parentaux de *C. arabica* et des autres espèces de *Coffea*, dans l'embryon depuis la formation du zygote jusqu'à la plantule, puisque toutes les combinaisons interspécifiques ont donné des hybrides. Cependant l'absence d'embryon dans des graines albuminées n'exclut pas l'existence d'une incompatibilité pré-zygotique ou post-zygotique précoce provoquant l'avortement du zygote. Il n'est pas impossible que la fécondation impliquant des gamètes déséquilibrés aneuploïdes en soit la cause.

B. LA VIGUEUR ET LES CARACTERES VEGETATIFS DES HYBRIDES

L'observation des caractères végétatifs en pépinière et au champ permet d'apprécier la viabilité et la vigueur des hybrides au stade juvénile

1. La viabilité et la vigueur au stade juvénile des hybrides en pépinière

Notre étude porte plus spécifiquement sur les combinaisons kawisaris précédentes, pour lesquelles nous avons calculé les taux de levées, les pourcentages de plantules viables et enfin les pourcentages de plantes vigoureuses parmi les viables. Globalement la germination des graines est très bonne dans toutes les familles avec une moyenne de 89 % (min. = 50 %, max. = 100 %, CV=14 %).

Tableau 25 : Viabilité et vigueur des hybrides kawisaris

(A - B ; A : plantules viables en % ; B : plants vigoureux en %)

♀\♂	843	879	1029	1035	1063	1061	1007	1075	1082	1064	1083	1031
Ar 8	100-10 P	97-73 P	97-79 P	0-0 *	97-91 V	50-50 P	93-63 P	10-75 P	67-33 P	100-80 V	100-90 P	100-54 P
Ar10	100-51 V	88-62 V	67-17 V	0-0 *	100-70 V	43-26 P	21-21 *	13-17 *	94-37 *	96-64 V	100-45 P	?
Ar15	100-70 P	94-92 P	80-26 *	0-0 *	98-73 V	43-50 *	67-9 *	4-7 *	82-40 *	96-74 V	94-67 P	98-47 P
Ar40	?	90-64 V	100-100 V	59-20 *	100-77 V	96-33 P	97-18 P	6-90 V				
Ar56	100-75 P	90-66 P	80-74 V	21-21 *	100-74 V	88-90 V						
Ar39	100-67 V	80-69 V	97-21 P	0-0 *								
Ar34	91-76 V	90-68 V	86-65 V	0-0 *								
Ar33	100-82 P	91-71 P	100-94 P	40-9 *								
Ar46	100-71 V	89-50 P	100-85 V	9-9 *								
Ar37	?	79-58 V	100-97 V	?								

Vigueur et morphologie en pépinière :

V combinaisons hybrides vigoureuses

P combinaisons passables

* combinaisons dépressives et hétérogènes

? perdues par accident

Concernant le comportement végétatif au stade jeune, de grandes différences se remarquent entre les croisements en général, et aussi entre les familles ayant le même géniteur. Sur le tableau 25, où sont indiqués les pourcentages d'individus viables et de plants vigoureux, le géniteur *liberica* 1035 engendre des descendance dépressives, dans toutes les combinaisons testées, contrairement à d'autres géniteurs (comme le 843 ou le 1063) qui donnent uniformément des hybrides vigoureux et morphologiquement normaux. Ces géniteurs, dont le premier appartient au taxon *C. dewevrei* et le second à *C. liberica*, autorisent à penser qu'il n'y a pas de différence de comportement pour l'obtention des hybrides dans le groupe libério-excelsoïde. Du côté *C. arabica*, en rapport avec les 10 origines on ne constate pas d'effet génétique moyen de tel ou tel géniteur ; il n'y a que des effets particuliers dus aux combinaisons. Pour la morphologie en pépinière, 25 d'entre elles sont homogènes et vigoureuses (V), 24 très hétérogènes sont qualifiées de passables (P) à vigueur moyenne, et le reste 17, dont 10 proviennent du "1035", sont des descendance chétives (*) où la plupart des hybrides restent bloqués dès la levée ou l'étalement des feuilles cotylédonnaires. Le blocage de développement concerne la non émission de racines, ou l'incapacité à débourrement du bourgeon apical situé entre les feuilles cotylédonnaires, ou encore des anomalies de développement de feuilles (par exemple des feuilles frisées) et même l'incapacité de produire des ramifications à un stade plus avancé de végétation. Le sauvetage par greffage de ces plantes anormales réussit, mais ne change rien à l'expression plus tardive de leur phénotype aberrant de départ qui montre clairement l'origine génétique de ces anomalies. Certains géniteurs 4x comme le 879, engendrent dans une majorité de leurs descendance une proportion variable d'individus à "feuilles frisées" (tableau 26), dont la particularité est d'avoir une faible vigueur même après greffage et ensuite d'être pratiquement stérile au champ. Certaines familles de 4x sont uniformément vigoureuses en pépinière (1063 et 1064 par exemple).

Tableau 26 : Proportions d'hybrides à feuilles frisées dans les combinaisons issues du géniteur 4x *C. dewevrei* 879.

<i>C. arabica</i>	Ar 8	Ar15	Ar10	Ar40	Ar56	Ar34	Ar33	Ar46	Ar37	Ar39
"frisés" viables	<u>7</u> 50	<u>3</u> 86	<u>11</u> 24	<u>6</u> 21	<u>5</u> 18	<u>0</u> 13	<u>0</u> 48	<u>0</u> 5	<u>9</u> 33	<u>11</u> 30
"frisés"en %	14	3	46	29	28	0	0	0	27	37

Dans les descendance issues du *C. dewevrei* 879, sept combinaisons sur les dix présentent des interactions spécifiques entre le géniteur 879 et les souches *C. arabica* pour faire apparaître des individus anormaux à feuilles frisées. La proportion de ces individus ne dépasse pas 50 % dans nos exemples. Nous ne pouvons pas attribuer leur existence aux méioses déséquilibrées du 879 qui donneraient des gamètes anormaux, puisque toutes les combinaisons ne donnent pas des individus frisés. De plus, comme les autres géniteurs tétraploïdisés élaborent sensiblement la même qualité de gamètes, il devrait alors se former de tels phénotypes dans les autres croisements. Le contrôle du nombre chromosomique de quelques phénotypes frisés montre 44 chromosomes, ce qui élimine l'hypothèse de leur origine *a priori* aneuploïde (cependant un génotype à 44 chromosomes peut être euploïde et ne pas avoir tous les chromosomes des génomes parentaux, mais pour le moment nous n'avons aucun moyen de le vérifier). L'explication de l'origine génétique de ce caractère peut être recherchée dans l'action d'un système polygénique qui s'exprime particulièrement dans les descendance du 879.

L'aptitude à engendrer des hybrides à feuilles frisées a été remarquée dans seulement quelques descendance issues de géniteurs de toutes natures provenant de Centrafrique : *C. canephora*, *C. dewevrei*, *C. congensis*, Caféiers de la Nana, et quelques congusta faits avec ces caféiers. Cette particularité n'a pas été vue dans les hybridations qui utilisent exclusivement les géniteurs originaires d'Afrique de l'Ouest (par exemple les *C. canephora* de type guinéen).

Une analyse multivariée en ACP robuste a été effectuée sur les combinaisons kawisaris. Quatre variables quantitatives, exprimées en classes de valeurs croissantes, sont utilisées dans 64 descendance des hybrides kawisaris précédemment cités. Celles-ci sont :

OBTENTION ET OBSERVATION DES HYBRIDES

- la réussite de l'hybridation : fruits/fleurs (5 classes) ;
- le taux de germination : semis/graines (4 classes) ;
- le taux de plants viables : viables/semis (4 classes) ;
- le % de plants vigoureux : vigoureux/viables (3 classes).

Entre ces quatre caractères, il n'y a qu'un seul coefficient de corrélation très hautement significatif (tableau 27) avec coefficient de détermination supérieur à 30 % qui indique la liaison forte entre les pourcentages de plants viables et de plants vigoureux dans les combinaisons kawisaris. Par contre, il n'y a aucun lien entre la quantité des graines, leur pouvoir germinatif, et la valeur végétative des hybrides qui en dérivent.

Tableau 27 : Coefficients de corrélation entre quatre caractères observés en pépinière pour l'obtention d'hybrides kawisaris

caractères	réussite hybridation	germination	plants viables
germination	-0,12 NS		
plants viables	0,10 NS	-0,11 NS	
plants vigoureux	0,08 NS	0,15 NS	0,59 ***

*** : très hautement significatif ($\alpha = 0,001$) ; NS : non significatif ($\alpha = 0,001$)

Tableau 28 : Résultats des analyses de la variance : les effets significatifs sur les caractères d'obtention des hybrides kawisaris

	effets des facteurs		
	♀ <i>C. arabica</i>	♂ <i>C. liberica</i>	♂ <i>C. liberica</i>
	réussite hybridation	viabilité	vigueur
carrés moyens	3,054	1,174	1,500
résiduelles	0,658	0,271	0,298
F	4,6 ***	4,3 ***	5,0 ***
σ^2 entre familles	0,386	0,174	0,232
σ^2 intra-familles	0,656	0,271	0,298
corrélations intra-classe	0,37	0,39	0,44

*** très hautement significatif ($\alpha = 0,001$)

Les analyses de la variance à un critère font apparaître seulement des effets significatifs pour trois des quatre caractères (tableau 28). Les géniteurs femelles *C. arabica* n'ont aucune influence en dehors de l'obtention des hybrides (avec 1 graine par fruit) sur les premières phases végétatives juvéniles des hybrides (après la germination). Par contre, il y a un effet géniteurs mâles libério-excelsoïdes sur les taux de viabilité et les taux de plants vigoureux dans les familles hybrides.

L'illustration en ACP est donnée sur la figure 12 où nous avons choisi de ne présenter que les combinaisons issues de trois familles de géniteurs 4x : 1035, 1029 et 843. On exprime 68 % de la variation totale entre les deux premiers axes qui ont respectivement 39,4 et 28,6 % d'inertie. L'axe 1 est représentatif de la vigueur et de la viabilité des hybrides. Ces deux caractères, naturellement corrélés, sont indépendants du taux de levée des graines corrélé avec l'axe 2, et du pourcentage de réussite des hybridations exprimé sur l'axe 3.

Sur la représentation du système d'axes 1-2 de l'ACP, il ressort un effet géniteur 4x très net le long de l'axe 1. La viabilité et la vigueur des combinaisons hybrides sont des caractères héréditaires dépendant principalement des géniteurs *C. liberica* 4x et *C. dewevrei* 4x. Par contre, *C. arabica* apporte principalement des effets spécifiques dans ses combinaisons hybrides.

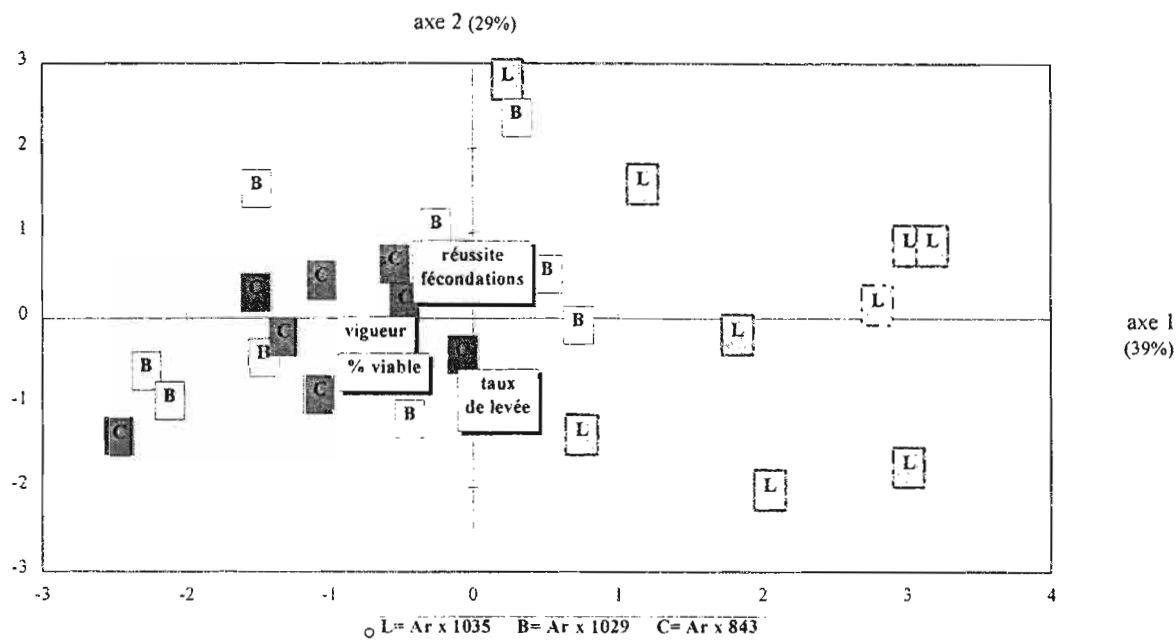


Figure 12 : Projection des 26 combinaisons issues des trois familles L, B, et C (géniteurs 4x *C. liberica* et *C. dewevrei*) sur le plan 1-2 d'une ACP réalisée à partir des descripteurs végétatifs observés en pépinière et de 64 combinaisons kawarisaris.

Le calcul des régressions multiples entre les 4 caractères confirme ressortir les résultats précédents d'indépendance entre la réussite des fécondations et les caractères végétatifs au stade juvénile, et montre que 1/3 de la viabilité est expliqué par la vigueur.

Une vingtaine de croisements réciproques ont été effectués afin de vérifier les effets génétiques. Le taux de réussite moyen inférieur à celui des croisements sur *C. arabica* est à imputer à la moins bonne fertilité femelle des géniteurs 4x. La comparaison des comportements en pépinière de chaque croisement ne montre pas d'effet sens du croisement. L'expression phénotypique des hybrides au stade jeune dépend donc de facteurs nucléaires.

Les taux de réussite des fécondations (en général élevés), de même que les taux de germination des graines hybrides, n'ont aucun lien avec le comportement futur des hybrides. Les premiers problèmes liés à l'hybridation apparaissent aussitôt après la levée plus ou moins précocement suivant les individus, les combinaisons, les familles. En définitive pour l'obtention des arabusta, il y a intérêt à exploiter au mieux les potentialités génétiques (particulières et générales) des géniteurs.

2. Le polymorphisme végétatif au champ

a. L'arabusta s. s.

Le tableau 29 présente les résultats d'analyse de la variance sur des caractères de vigueur et de développement de 10 descendances arabusta comprenant 154 hybrides obtenus dans les croisements du géniteur constant *C. canephora* tétraploïde (IF181T) avec neuf origines éthiopiennes de *C. arabica* (8, 10, 15, 17, 20, 30, 33b, 40, 53) et la variété caturra.

Tableau 29 : Mise en évidence des effets génétiques par l'analyse de la variance pour les caractères végétatifs de l'arabusta s. s.

caractères	moyennes	CM	F	S	effets génétiques
hauteur (en cm)	165	2419,54	3,03	***	16,9 %
circonférence du collet (en cm)	302	5051,50	2,22	*	7,3 %
largeur de la jupe (en cm)	151	5715,84	4,58	***	19,0 %
harmonie (note de 1 à 9)	7,1	11,33	5,65	***	
verse (note de 0 à 3)	2,0	5,50	8,87	***	

*** très hautement significatif ($\alpha = 0,001$) ; * significatif ($\alpha = 0,05$)

Les caractères morphologiques sont corrélés entre eux avec des coefficients de détermination supérieurs à 50 %. Des effets descendances significatifs sont mis en évidence pour tous ces facteurs. Le calcul des effets génétiques des trois premiers caractères sont respectivement de : 16,9 %, 7,3 % et 19,0 % de la variation totale. Cette expérience complémentaire aux travaux de Capot (1972) qui avaient montré l'effet primordial des géniteurs *C. canephora* 4x démontre aussi clairement l'effet de *C. arabica* sur le comportement végétatif de l'arabusta s. s.. L'effet *C. arabica* est d'autant plus visible que le cultivar caturra est le seul à provoquer une sensibilité à la verse de tous les descendants, contrairement à la majorité des hybrides faits avec les *C. arabica* éthiopiens.

En résumé, l'arabusta s. s. est très polymorphe. Sa variabilité intra et inter-combinaison dépend à la fois des géniteurs *C. arabica* et *C. canephora* 4x.

b. Les hybrides kawisaris

Près de 1000 hybrides provenant des croisements décrits dans le tableau 19 (v. p. 96) ont été observés au champ sur 6 blocs. Les caractères morphologiques comprennent les critères végétatifs suivants :

* relatifs à la vigueur initiale

- hauteur à 9 mois (hauteur) ;
- diamètre au collet à 9 mois (diamètre) ;
- nombre de rameaux 9 mois (nombre de rameaux) ;

* relatifs à la précocité de mise en place de la plagiotropie

- nombre de rameaux fructifères à 19 mois (rameaux fructifères) ;
- hauteur de 10 derniers entre-noeuds à 19 mois (hauteur des entre-noeuds) ;
- longueur des 2 rameaux au 10ème entre-noeud de l'apex (longueur rameaux) ;
- nombre de noeuds des rameaux précédents (noeuds des rameaux) ;

* relatif à la taille des feuilles

- poids sec de 10 feuilles ;

* relatif aux caractères reproductifs précoces

- intensité de la 1ère floraison (floraison 1) ;
- qualité de la 1ère floraison (qualité floraison 1) ;
- intensité de la 2ème floraison (floraison 2) ;
- 1ère récolte (récolte 1) ;
- 2ème récolte (récolte 2).

OBTENTION ET OBSERVATION DES HYBRIDES

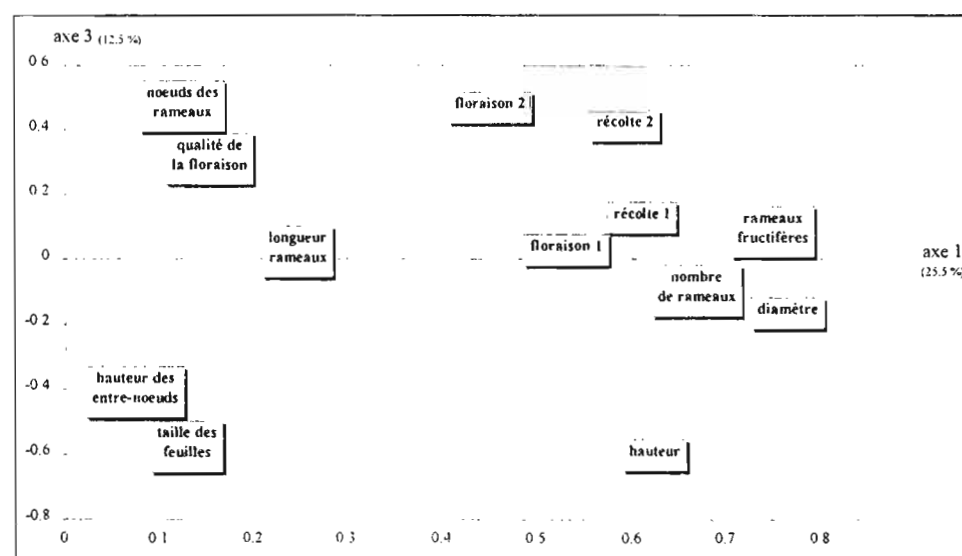
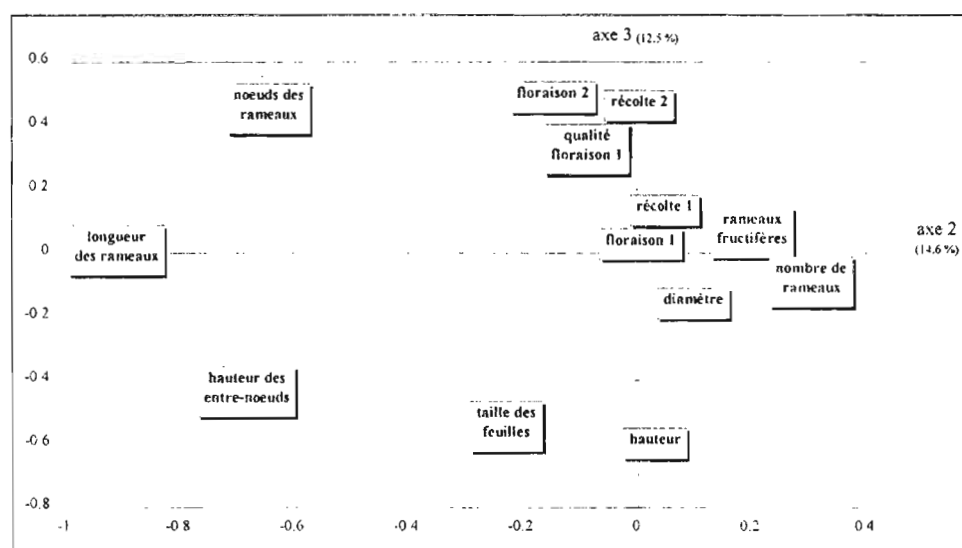
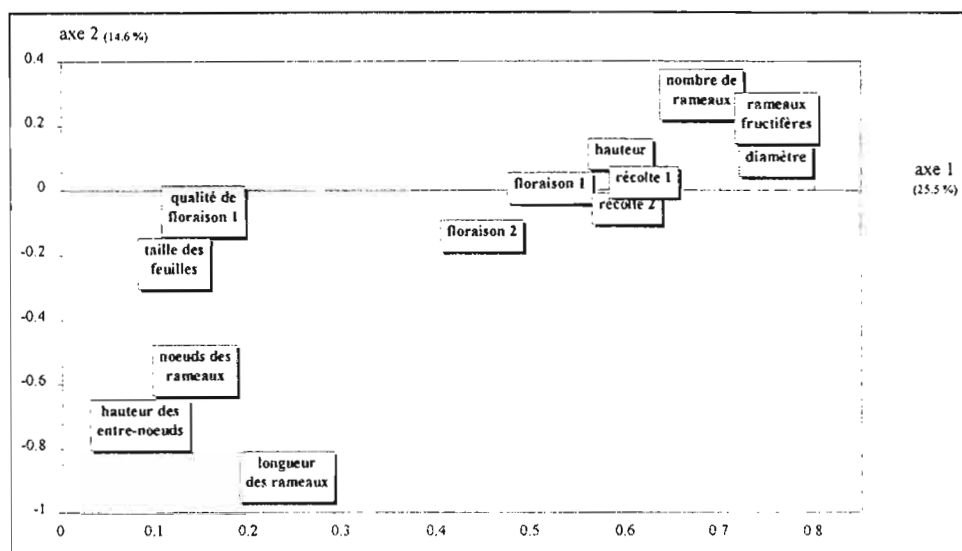


Figure 13 : ACP sur les caractères végétatifs au stade jeune au champ des hybrides kawisaris

Les effets croisements et familles sont significatifs pour ces caractères (tableau 30). Les analyses de la variance montrent des effets croisement et géniteur 4x très hautement significatifs pour tous les caractères. L'effet *C. arabica* est très hautement ou hautement significatif pour tous les caractères, sauf pour la qualité de la floraison 1 et de la floraison 2. Il y a un effet bloc sur tous les caractères, sauf la récolte 1.

Tableau 30 : Signification par l'analyse de la variance des effets : croisements, *C. arabica*, géniteur 4x, et bloc sur les caractères des jeunes hybrides kawisaris champ

caractères	effet croisement	effet <i>C. arabica</i>	effet géniteur 4x	effet bloc
hauteur	***	***	***	***
diamètre	***	**	***	***
nombre de rameaux	***	***	***	***
rameaux fructifères	***	***	***	***
hauteur entre-noeuds	***	***	***	***
longueur rameaux	***	***	***	***
noeuds des rameaux	***	***	***	***
floraison 1	***	**	***	***
qualité floraison 1	***	NS	***	**
floraison 2	***	NS	***	**
taille des feuilles	***	***	***	***
récolte 1	***	***	***	NS
récolte 2	***	***	***	***

*** : très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0,01$) ; NS non significatif ($\alpha=0,05$)

L'étude en ACP est représentée pour les systèmes d'axes 1-2 et 3 (figure 13).

L'axe 1 avec 25,5 % de la variation totale est l'axe de la vigueur associée à la production. Il est défini par les caractères : vigueur initiale orthotrope, mise en place des rameaux et récoltes.

L'axe 2 avec 14,6 % de la variation totale est représentatif de l'acquisition de la vigueur au champ. Il ne regroupe que les caractères végétatifs de la première phase de croissance après la plantation (à 19 mois).

L'axe 3 avec 12,5 % de la variation oppose le gigantisme végétatif (décrit par la hauteur, la taille des feuilles et la croissance orthotrope) à l'installation des caractères reproductifs.

Les facteurs favorables au bon comportement reproductif au champ ont été recherchés:

- 1°/ la vigueur précoce repérée dès l'installation au champ est primordiale ;
- 2°/ la mise en place et l'importance de la plagiotropie et des caractères de floraison sont capitales pour la production ;
- 3°/ la prolongation de la phase juvénile non ramifiée pendant les 19 premiers mois montre que les arbres les plus grands au champ ne sont pas forcément les plus productifs ;
- 4°/ l'exubérance des organes végétatifs comme la taille des feuilles et des entre-noeuds orthotropes est indépendante de la production.

Le test de Duncan a été appliqué sur la récolte 1 pour comparer les moyennes des valeurs des croisements et des géniteurs (tableau 31). Ce caractère, choisi en raison de sa liaison avec la vigueur au stade juvénile, est très représentatif de la fertilité recherchée dans le comportement ultérieur des hybrides.

Deux groupes de moyennes ressortent avec les *C. arabica* : d'une part Ar37 seul, de l'autre Ar10, 15, 34 et 39. Chez les géniteurs 4x *C. liberica* et *C. dewevrei*, il y a trois groupes distincts : des géniteurs (1031, 879, 1061 et 1029) formant un premier groupe sont franchement les plus faibles, avec des récoltes inférieures à 2,2 kg/pied ; le dernier groupe est constitué des géniteurs (1035 et 1083) ayant les meilleurs comportements, les autres sont intermédiaires. Le géniteur 1035 se remarque avec la plus forte moyenne, mais cette famille de demi-frères représentée par seulement 7 hybrides au champ avait subi une sélection en pépinière de 98 %, par rapport aux graines hybrides de départ. En définitive, les 2 % plantés au champ seraient les rares hybrides équilibrés sélectionnés précocement de cette famille. A l'inverse les familles 1029 ou 879 ayant des gros effectifs au champ, suite à un très fort taux d'individus viables et vigoureux en pépinière, expriment plus tard le déséquilibre d'une

majorité de leurs hybrides. Au bilan dans ces familles, le taux d'hybrides équilibrés par rapport aux graines de départ est semblable à celui trouvé dans la famille 1035. Donc l'effet des géniteurs 4x se traduit par la création de descendance très hétérogènes du point de vue génotypique dont seulement quelques % sont équilibrés. Suivant le génotype des hybrides dépendant pour moitié du géniteur 4x, l'expression des anomalies génétiques se fait plus ou moins précocement pour donner prise à la sélection.

Le test de Duncan sur les 54 croisements analysés au champ a permis de faire 3 groupes de moyennes. Seuls les deux premiers croisements : Ar15 x 1075 et Ar15 x 1083 se détachent de l'ensemble des autres croisements. Les meilleurs géniteurs trouvés précédemment se retrouvent assez fidèlement dans les meilleurs croisements. Les *C. arabica* : Ar10 et Ar15 et les géniteurs 4x : 1083 et 1075 donnent les meilleures descendance kawisari. Il existe cependant des effets spécifiques des géniteurs comme dans l'exemple de Ar56 x 843 qui a une bonne moyenne alors que les parents n'ont pas une bonne aptitude générale à l'hybridation. C'est l'inverse pour le croisement Ar10 x 1075. Les plus faibles moyennes concernent des croisements qui avaient pourtant présenté un bon comportement en pépinière (tableau 25 p.107). Le meilleur individu issu du croisement Ar15 x 1075 a produit 15,3 kg de cerises à la récolte 1. ce qui fait plus du double de la moyenne de la combinaison.

Comme l'arabusta s. s. , les kawisaris sont très variables entre les croisements et à l'intérieur des croisements. Il existe aussi des effets géniteurs *C. arabica* et géniteurs 4x pour l'aptitude générale et spécifique à l'hybridation. Les taxons *C. liberica* et *C. dewevrei* ne se distinguent pas entre eux. Les effets génétiques influent plus ou moins précocement sur phénotypes des hybrides pour donner prise à la sélection. Les hybrides équilibrés sont peu fréquents par rapport aux graines hybrides de départ dans toutes les combinaisons. La détection des meilleurs hybrides peut se faire, indépendamment du gigantisme végétatif au champ, sur la vigueur précoce en pépinière (en début d'installation au champ) et sur la brièveté de leur phase juvénile.

Tableau 31 : Comparaison des moyennes des productions à la 1ère récolte/arbre par le test de Duncan (seuil $\alpha=0,05$) chez les hybrides kawisaris par croisement et par géniteur (*C. arabica* et 4x)

croisements ou géniteurs		effectif	moyenne (kg/arbre)	groupe des moyennes
54 croisements	Ar15 x 1075	5	6,3	3
	Ar15 x 1083	39	5,2	3
	Ar40 x 1075	2	5,2	3-2
	Ar 8 x 1083	14	4,4	3-2
	Ar10 x1083	11	4,0	3-2
	Ar10 x 1029	7	3,7	3-2
	Ar39 x 843	4	3,6	3-2-1
	Ar56 x 843	7	3,6	3-2-1
	Ar 8 x 1007	4	3,5	3-2-1
	42 croisements	862	0,9 à 3,5	2-1
	Ar40 x 1063	10	0,7	1
	Ar56 x 1063	8	0,7	1
	Ar 8 x 1031	13	0,5	1
	10 géniteurs <i>C. arabica</i>	Ar39	27	3,2
Ar34		48	2,9	2
Ar10		135	2,6	2
Ar15		249	2,5	2
Ar56		52	2,0	2-1
Ar 8		172	2,0	2-1
Ar33b		108	1,9	2-1
Ar40		139	1,9	2-1
Ar46		18	1,8	2-1
Ar37		38	1,2	1
12 géniteurs 4x	1035	7	5,0	4
	1083	57	4,8	4
	1075	29	3,8	4-3
	1007	38	3,0	3-2
	1082	33	2,9	3-2
	843	158	2,5	2
	1063	94	2,1	2-1
	1064	85	2,1	2-1
	1029	165	1,7	1
	1061	74	1,6	1
	879	198	1,6	1
	1031	48	1,4	1

3. Les caractéristiques foliaires

Elles sont rassemblées dans le tableau 32 par groupe parental ou par groupe hybride.

Tableau 32 : Caractéristiques foliaires des arabusta *l. s.*

1er chiffre : $\sqrt{\text{longueur} \times \text{largeur}}$; (2ème chiffre : longueur / largeur)

	<i>C. canephora</i>	<i>C. liberica</i>	<i>C. dewevrei</i>	<i>C. congensis</i>	congusta	<i>C. arabica</i>
caféiers 2x	12,2 (2,8)	15,0 (2,5)	17,6 (2,2)	8,1 (3,0)	10,8 (2,0)	∅
formes 4x	11,4 (2,1)	16,8 (1,9)	16,9 (1,7)	8,7 (2,1)	11,2 (1,9)	9,4 (2,7)
arabusta <i>l. s.</i>	10,4 (2,1)	14,6 (2,1)	14,6 (2,1)	9,5 (2,2)	10,8 (2,0)	∅

Concernant la forme et la taille, on constate que :

- la tétraploïdisation artificielle des parents diploïdes modifie le rapport d'allométrie des feuilles sans modifier significativement l'aire (figure 14) ;
- les arabusta *l. s.* ont des feuilles ayant sensiblement la même forme, tandis que leurs tailles sont intermédiaires entre celles de leurs parents (figure 15).

Sur l'ensemble des feuilles mesurées, la corrélation est très hautement significative entre la longueur et la largeur ($r=0,80$) avec un coefficient de détermination élevé égal à 64 %.

La comparaison des droites de régression pour les trois modalités : diploïdes, tétraploïdes et hybrides, fait apparaître des pentes égales pour celles-ci, mais sans régressions linéaires intra-groupes. Les diploïdes sont différents par la moyenne des tétraploïdes et arabusta *l. s.* qui sont semblables.

L'analyse de la variance a montré des effets "groupes" très hautement significatifs pour la taille et la forme des feuilles exprimées respectivement par la racine carré du produit de la longueur par la largeur, et par le rapport de ces deux caractères. En représentant la taille en fonction de la forme (figures 14 et 15), il apparaît très clairement que :

- le groupe de caféiers diploïdes et celui des caféiers tétraploïdisés sont beaucoup plus variables que le groupe de leurs descendants arabusta *l. s.* ;

- b) la tétraploïdisation des caféiers modifie la forme des feuilles qui deviennent alors plus rondes chez tous les tétraploïdes, mais la taille n'est pas significativement différente dans chaque couple di-tétra appartenant à la même espèce ;
- c) la forme des feuilles d'arabusta *l. s.* est peu variable avec "longueur / largeur" à peu près constant allant de 2 à 2,2 , ce qui place les arabusta *l. s.* plus proches de leurs parents 4x que de *C. arabica* ;
- d) pour la taille des feuilles, les arabusta *l. s.* sont intermédiaires entre leurs parents. Les arabusta *l. s.* obtenus avec *C. liberica* et *C. dewevrei* ont des feuilles très similaires, plus grandes que celles des arabusta *l. s.* avec *C. canephora*, *C. congensis* et l'hybride congusta ;
- e) le congusta intermédiaire entre ses espèces parentales *C. canephora* et *C. congensis* dans les formes diploïde, tétraploïde, et même hybride à travers l'arabusta "3 voies".

L'illustration des ressemblances entre ces caféiers étudiés a été effectuée par une classification hiérarchique. Trois grands ensembles se distinguent : les arabusta *l. s.* se rattachent aux groupes de leurs parents tétraploïdes ; *C. arabica* se classe avec les formes diploïdes naturelles *C. canephora*, *C. congensis*, *C. liberica*.

En résumé, les feuilles des arabusta *l. s.*, intermédiaires entre celles de leurs parents, sont de taille et de forme assez voisines entre elles. Cependant le phénotype de leurs feuilles les rapproche plus des géniteurs 4x que de *C. arabica*.

OBTENTION ET OBSERVATION DES HYBRIDES

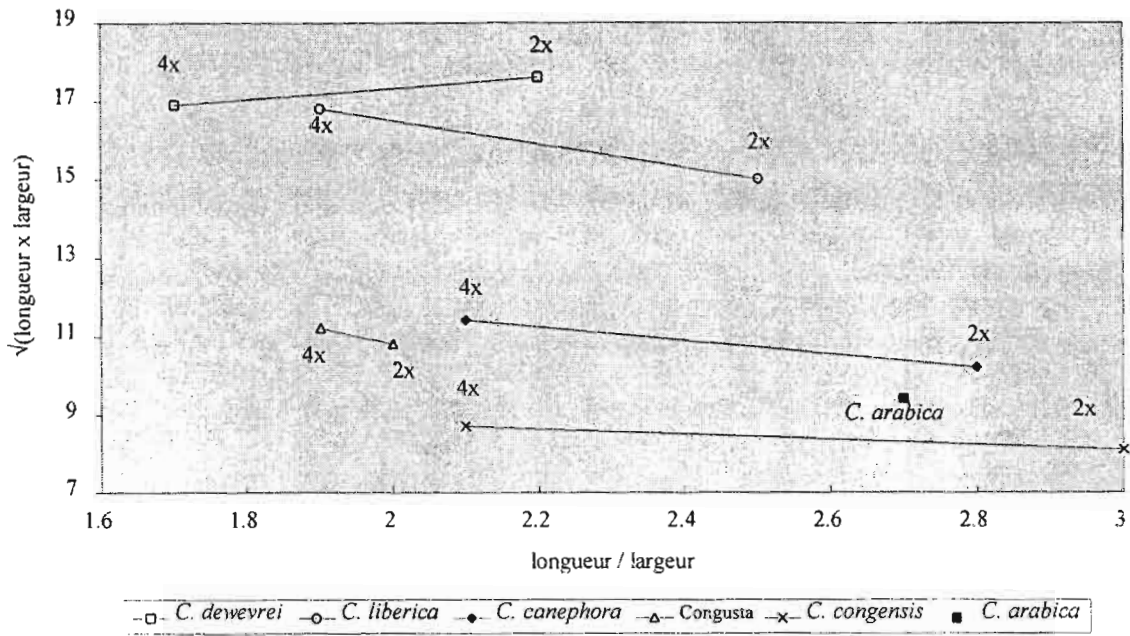


Figure 14 : Relation entre la taille ($\sqrt{\text{longueur} \times \text{largeur}}$) et la forme (longueur/largeur) des feuilles des parents des arabusta *l. s.* - Effet de la tétraploïdisation (4x) sur les modifications morphologiques des caféiers diploïdes (2x) et comparaison au témoin *C. arabica*.

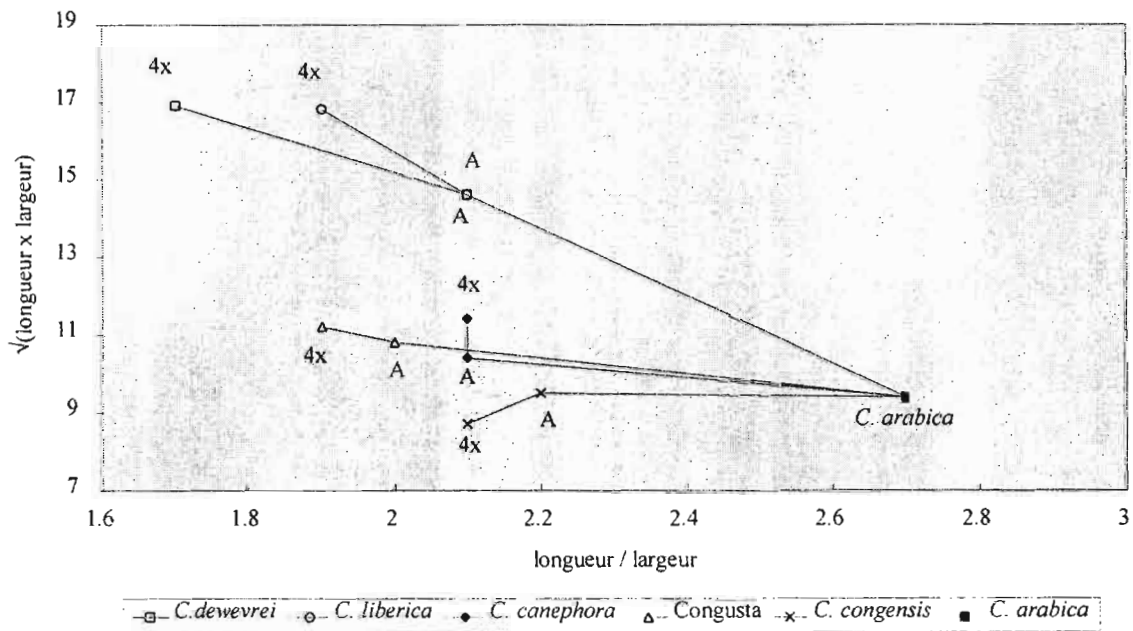


Figure 15 : Relation entre la taille ($\sqrt{\text{longueur} \times \text{largeur}}$) et la forme (longueur/largeur) des feuilles - Comparaison morphologique des feuilles des arabusta *l. s.* (A) à celles de leurs parents (4x et *C. arabica*).

Chapitre IV

LA FERTILITE DES ARABUSTA *L. S.*

A. LA VIABILITE POLLINIQUE

B. LES OBSERVATIONS DE MEIOSES

C. LA FERTILITE FEMELLE LUE SUR LES FRUCTIFICATIONS

D. LA FERTILITE FEMELLE LUE SUR LES ECHANTILLONS DE PRODUCTION

F. LA STERILITE DE DISJONCTION DES ARABUSTA *L. S.*

A. LA VIABILITE POLLINIQUE**1. Chez l'arabusta s. s.****a. Mise en évidence d'effet génétique**

Quarante et un hybrides issus de descendance plantés dans une même parcelle (D12/2) ont été analysés au cours d'une floraison principale. Les paramètres statistiques de la viabilité pollinique de ces arbres exprimés en % de grains de pollen bien colorés ont été les suivants :

moyenne générale	40,4
minimum	19,6
maximum	61,8
coefficient de variation	23,4 %

L'analyse de la variance des viabilités polliniques montre un effet hybride très hautement significatif (tableau 33).

Tableau 33 : Comparaison de la viabilité pollinique chez les arabusta s. s.

sources de variation	ddl	CM	F	S
totale	204			
hybrides	40	673,88	14,14	***
résiduelle	164	47,67		

$$ppds = 1,98 \times \sqrt{(2 \times 47,67)} = 19,3 ; \quad *** : \text{très hautement significatif au seuil } \alpha=0,001$$

La variance génotype ($\sigma^2_G = 125,2$) démontre que les effets génétiques interviennent de façon prépondérante pour 72 % dans la variation totale de la viabilité pollinique.

Globalement, les viabilités polliniques des pieds d'arabusta s. s. analysés présentent une étendue de variation très large, du simple au triple. La viabilité pollinique moyenne du clone témoin 1333 (50 %) a été établie sur 6 pieds au cours de cette floraison. Elle se situe donc à l'intérieur de la variation entre la valeur moyenne et la valeur maximale.

b. Précision des mesures de la viabilité pollinique

La précision de cinq mesures de viabilité de 300 grains de pollen/fleur sur 5 fleurs a été recherchée. Le coefficient de variation atteint 17 %. L'erreur relative calculée de la moyenne de 5 mesures par génotype est de 20 %, aux risques $\alpha = 0,05$ et $\beta = 0,1$. Les lectures individuelles de la viabilité pollinique des arabusta *s. s.* sont donc peu précises vu les difficultés d'appréciation d'une très grande proportion de grains de pollen à coloration intermédiaire. Cet artefact de coloration des grains de pollen d'arabusta a été décrit par Berthaud (1977) et Grassias (1980).

2. Chez les arabusta *l. s.*

Les différents hybrides plantés dans une même parcelle (champ D13/5) ont été observés lors d'une floraison :

- 57 hybrides kawisaris ;
- 10 pieds d'arabusta *s. s.* issus des caféiers de la Nana ;
- 15 arabusta *l. s.* faits avec un clone de *C. congensis* ;
- 5 pieds témoins arabusta *s. s.* du clone 1333.

Tableau 34 : Viabilité pollinique des arabusta *l. s.* (exprimés en %)

arabusta <i>l.s.</i> avec :	moyenne	minimum	maximum	CV en %
<i>C. liberica</i>	61,7	9	93	29
caféiers de la Nana	41,3	20	58	23
<i>C. congensis</i>	75,9	74	87	15
arabusta <i>s. s.</i> témoin (1333)	68,0	61	72	17

Plusieurs informations se dégagent des résultats présentés dans le tableau 34 :

- i) la notation de la viabilité pollinique du témoin 1333 au cours de cette floraison ressemble à la précédente recueillie dans le champ D12/2 (50 %), sans changement du CV ;
- ii) les arabusta *l. s.* avec *C. liberica* ne sont pas significativement différents du témoin, mais sont très variables, avec des pourcentages de bons pollens allant de 9 à 93 % ;

- iii) les arabusta *l. s.* avec *C. congensis* ont une viabilité pollinique satisfaisante très proche de celle d'une espèce (par exemple les parents *C. arabica* ou *C. congensis*) ;
- iv) les individus d'arabusta *s. s.* avec les caféiers de la Nana présentent ici la plus mauvaise viabilité pollinique (même par rapport aux témoins de la même combinaison interspécifique) ;
- v) chez tous ces hybrides, sauf ceux avec *C. congensis*, beaucoup de grains de pollen ont un cytoplasme granuleux à coloration intermédiaire difficile à classer "bon" ou "mauvais" ; de même leurs tailles sont très hétérogènes indiquant probablement des différences de contenu nucléaire.

3. Critique de la méthode de coloration-viabilité pollinique

L'origine des imprécisions des mesures de la viabilité pollinique a été recherchée en comparant les résultats des autres chercheurs obtenus sur du matériel similaire (tableau 35).

Tableau 35 : Données bibliographiques sur la fertilité mâle de l'arabusta *s. s.* et de ses espèces parentes

caféiers	% gamètes à 22 chromosomes en anaphase II	viabilité pollinique (V.P.en %)	références bibliographiques
<i>C. arabica</i>	70	70-94	Grassias (1980)
	97,6	95,5-98,5	Owuor (1985)
<i>C. canephora</i> 4x	38,5-51,9	82,3-95	Grassias (1980)
	40,3	86,5-98	Owuor (1985)
		72-91	Berthaud (1977)
		90	Lanaud (1979)
		77-95	Louarn (1992)
arabusta <i>s. s.</i>	18,9-19,7	69,1-76,6	Grassias (1980)
	48,4	49-79	Owuor (1985)
		16-44	Berthaud (1977)
		68-80	Yapo (1987)

Les résultats bibliographiques de la viabilité pollinique (tableau 35) montrent une bonne cohérence pour les parents de l'arabusta *s. s.*, à l'inverse des valeurs attribuées à l'hybride. Les parents *C. arabica* et *C. canephora* tétraploïdisé ont des viabilités polliniques normales très élevées comprises entre 70 et 98,5 % comme on les rencontre dans les espèces.

Les auteurs ont estimé des niveaux très variables de viabilité pollinique chez l'arabusta *s. s.*. Les valeurs trouvées par Berthaud (1977) : 16 à 44 % sont nettement inférieures à celles des observations de Yapo (1987), Owuor (1985), et Grassias (1980) qui trouvent à l'arabusta *s. s.* des pourcentages de viabilité pollinique de 40 à 80 % pouvant atteindre le niveau élevé des espèces parentales. Nos observations du caractère ont montré les difficultés de son évaluation. Les viabilités du pollen de nos études sont très proches des valeurs obtenues par Berthaud. Les arabusta *s. s.* expriment des viabilités polliniques moyennes variant de 20 à 62 % avec une moyenne de 40 %. La difficulté de lecture des viabilités polliniques se rapporte à la grande proportion de grains à coloration intermédiaire (plus de la moitié des grains de pollen) dont l'estimation est soumise à l'appréciation personnelle des observateurs. Pour cette raison, seules les valeurs relatives d'une série homogène d'observations faites par le même opérateur peuvent être prises en considération. Il est également important d'utiliser toujours le même témoin et de ne pas négliger l'interaction avec le milieu.

4. Conclusion

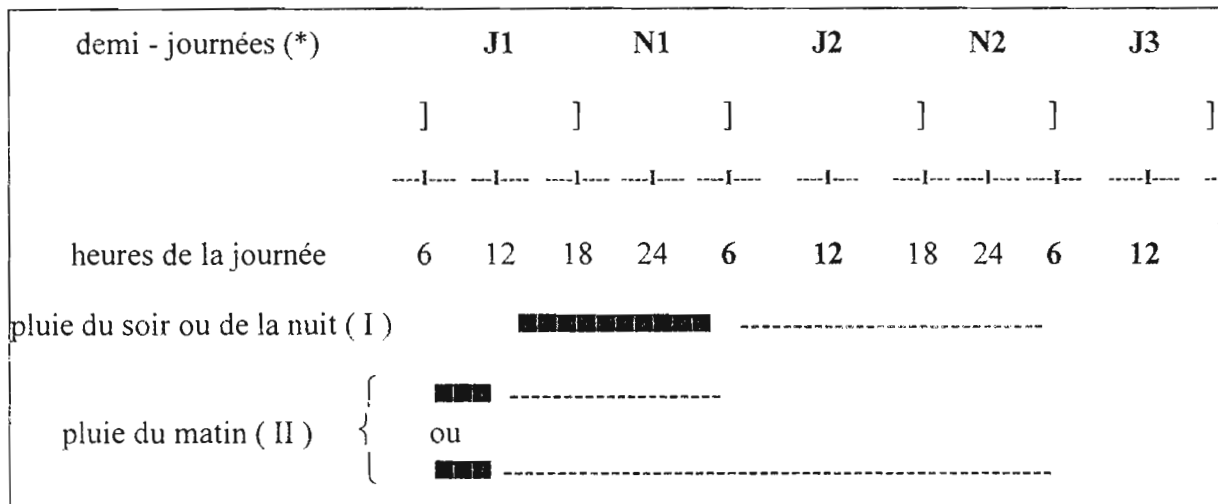
Chez tous ces hybrides, les examens de la viabilité pollinique (vue au travers de la formation du cytoplasme) mettent en relief **les difficultés pour bien reconnaître les bons grains de pollen des autres. De nombreux grains à coloration intermédiaire sont en effet difficiles à classer.** Cependant, malgré les imprécisions de lecture et l'instabilité des valeurs, **il ressort une grande variabilité dans la viabilité pollinique entre les génotypes d'un même groupe interspécifique, et aussi entre les types interspécifiques.** Les arabusta *l. s.* les plus fertiles appartiennent aux hybrides faits par *C. congensis* ; à l'inverse les arabusta *s. s.* issus des caféiers de la Nana ou certains génotypes des hybrides kawisaris expriment la plus mauvaise fertilité mâle.

En commentaire à l'étude de la viabilité pollinique, **la méthode de coloration au carmin acétique du pollen des arabusta *l. s.* choisie par de nombreux auteurs n'est pas sans poser de problèmes et est peu crédible, alors qu'elle s'avère très performante pour évaluer la viabilité du pollen des espèces et hybrides diploïdes.** Les tests de germination du pollen ou de coloration vitale, mêmes plus fastidieuses, auraient été sans doute plus efficaces pour les examens de la viabilité pollinique.

B. LES OBSERVATIONS DE MEIOSES

1. Chronologie du déroulement de la méiose

Les nombreux prélèvements méiotiques, effectués dans les conditions climatiques de Divo, permettent de faire quelques remarques sur l'évolution de la méiose par rapport au déclenchement floral. Nos observations s'accrochent avec la représentation de la figure 16.



- (*) : exprimées en numéro de nuit (N) ou de jour (J) ;
- ██████ : pluie déclencheuse de la floraison ;
- : prophase I (entre le déclenchement et la fin de la méiose) ;
- : p : phases de méiose après la disparition du nucléole.

Figure 16 : Déroulement de la méiose des arabusta *l. s.* après le déclenchement de la floraison

En fonction du moment du déclenchement, dont l'instant critique se situe vers midi, les boutons floraux vont suivre des évolutions différentes dont on doit tenir compte pour les prélèvements de méioses. Les métaphases I et anaphases I ont toujours lieu le matin dans les conditions de Divo. Deux situations caractéristiques sont ainsi montrées suivant l'instant de la pluie avant ou après midi de la demi-journée J1 :

- les pluies de l'après-midi ou nocturnes (situation I) conduisent à des méioses synchronisées qui se termineront invariablement entre 28 et 46 heures selon l'heure de la pluie - soit dans la matinée du lendemain de la pluie ;

- les pluies du matin (situation II) provoquent des méioses non synchrones qui s'achèveront après 24 ou 48 heures - soit le matin du lendemain de la pluie ou du surlendemain.

Quant à l'évolution dans le temps après le déclenchement, on a pu faire les constatations suivantes :

- la méiose débute immédiatement après le stress hydrique comme cela se passe normalement chez toutes les espèces de caféiers ;
- la prophase I se passe sur un laps de temps très variable généralement très long allant d'une douzaine d'heures à plus de 30 heures ;
- les phases méiotiques qui succèdent à la prophase I se déroulent invariablement pendant la matinée (jamais l'après-midi à Divo) ; elles sont très rapides (3 ou 4 heures), démarrant à la levée du jour, évoluant très vite par l'élévation de température en milieu de matinée pour se terminer dans tous les cas vers midi par la formation de tétrades ;
- la métaphase I a lieu généralement entre 8 et 10 heures suivant le réchauffement de l'atmosphère.

Des différences entre arabusta *l. s.* ont pu être montrées, lors de déclenchements communs du matin entre 6 et 12 heures. Les hybrides faits par *C. liberica* et *C. dewevrei* sont les plus précoces. Ils achèvent leurs méioses dans la première matinée suivante, alors que la plupart des arbres de toutes les autres combinaisons interspécifiques d'arabusta mettront 24 heures de plus. La rapidité de déroulement des méioses est en relation avec un nombre réduit de jours avant la floraison.

2. Le comportement méiotique des arabusta *l. s.*

Nos observations de méioses ont porté sur les arabusta suivants :

- trois hybrides *C. arabica* x *C. liberica* 4x issus des combinaisons Ar33b x 051035T, Ar10 x 051061T, et Ar46 x 051029T;
- cinq clones arabusta faits avec *C. congensis* appartenant aux combinaisons Ar10 x 03160T (13133), Ar10 x 03169T (13141), et Ar31 x 03169T (13025 et 13037);

- dix-sept arabusta *l. s.* 3 voies faits par congusta issus des quatre familles suivantes : 145 : FAO x 32004T (6 arbres), 146 : 11227 x 32008T (6 arbres), 148 : Ar13 x 23063T (2 arbres), et G : Ar14 x 32004T (3 arbres).

L'étude des stades de méiose a été plus approfondie pour la métaphase I d'un seul hybride kawisari, et de l'anaphase I pour tous les autres arabusta *l. s.*. Ce choix est d'une plus grande facilité d'observation des anaphases I, tout en apportant de bonnes informations sur l'équilibre des gamètes.

a. L'hybride kawisari : *C. arabica* x *C. liberica*

Sur trois hybrides, au cours d'observations liminaires sur une centaine de cellules mères du pollen aux stades métaphase I, anaphase I, anaphase II et tétrades, nous avons noté :

- en métaphase I, la présence d'un grand nombre d'univalents, et de rares trivalents ou tétravalents ;
- en anaphase I, de nombreux chromosomes "traînards" clivés pour la plupart ;
- en anaphase II, l'existence de "traînards" en dehors des pôles ;
- au stade tétrade, la formation de microspores surnuméraires (jusqu'à 6) de taille inégale ;
- un manque de synchronisme entre les différentes cellules mères d'une même anthère présentant simultanément plusieurs phases de la méiose.

L'analyse plus détaillée du comportement en métaphase I a été faite sur l'hybride "Ar46 x 051029T" au cours d'une floraison normale. Sa viabilité pollinique était de 50 %. 24 cellules mères ont servi aux observations et comptage des chromosomes. La formule de conjugaison méiotique s'établit comme suit :

8,8 univalents + 16,1 bivalents + 0,4 trivalent + 0,4 tétravalent.

Le nombre d'univalents par cellule varie de 6 à 16. Les cellules ne contiennent pas plus d'un multivalent (trivalent ou tétravalent).

b. L'arabusta avec *C. congensis*

L'analyse a porté sur les disjonctions chromosomiques en anaphase I sur cinq arbres issus de trois combinaisons (tableau 36). Onze à 27 cellules mères ont été étudiées par arbre. Les cellules observées par hybride étant limités, l'interprétation est tirée sur l'ensemble des cellules

Tableau 36 : Répartitions chromosomiques en anaphase I chez 5 arabusta avec *C. congensis*

génotype	0 "traînard"			1 "traînard"			2 "traînards"			3 "traînards"			Total cellules
	22/22	23/21	24/20	22/21	23/20	24/19	21/21	22/20	23/19	21/20	22/19	23/18	
13025	6	-	-	2	-	-	-	3	-	2	1	-	14
13037	6	-	-	2	-	-	-	3	-	-	2	-	13
13042	8	-	-	3	-	-	-	2	-	-	3	-	16
13133	8	1	1	4	-	-	-	7	-	4	1	1	27
13141	2	2	-	-	1	1	-	1	1	-	2	1	11
cumul	30	3	1	11	1	1	0	16	1	6	9	2	81
en %	37,0	3,7	1,2	13,6	1,2	1,2	0	19,8	1,2	7,4	11,1	2,5	100

Sur l'ensemble des cellules, **37 % des disjonctions sont équilibrées 22/22**. Le comportement des arbres n'est pas homogène ; par exemple le 13141 fait le plus de disjonctions déséquilibrées à l'inverse du 13042. Dans les principales anomalies on note :

- 3 chromosomes "traînards" au maximum par cellule ;
- 5 % de disjonctions asymétriques du type 23/21 et 24/20 ;
- 58 % de répartitions chromosomiques inégales provoquées par les "traînards" ;
- 40 % des cellules mères polliniques donnent des disjonctions déséquilibrées 22/x ;

Au bilan, **54 % des pôles contiennent 22 chromosomes**.

c. L'arabusta l. s. 3 voies : *C. arabica* x *congesta*

Comme dans le cas précédent, on a observé les disjonctions en anaphase I. Le tableau 37 donne les résultats enregistrés sur plus de 300 cellules mères appartenant à 17 arbres prélevés dans 4 combinaisons génétiques.

Tableau 37 : Répartitions chromosomiques en anaphase I chez 17 arabusta avec *congesta*.

génotype	0 "traînard"			1 "traînard"			2 "traînards"			3 "traînards"			Total cellules
	22/22	23/21	24/20	22/21	23/20	24/19	21/21	22/20	23/19	21/20	22/19	23/18	
145-1	4	1	-	5	1	3	6	1	-	1	4	2	28
145-2	10	2	-	3	-	-	4	3	2	1	2	1	28
145-3	4	-	-	5	-	-	2	4	-	5	3	-	23
145-4	5	1	-	2	-	-	-	7	1	1	5	-	22
145-5	4	-	-	2	-	-	2	5	1	1	1	-	16
145-6	3	-	-	1	-	-	-	5	-	3	4	-	16
146-1	3	-	-	1	-	-	3	-	-	-	1	-	8
146-2	1	-	-	1	-	-	1	2	-	1	-	-	6
146-3	8	1	-	5	-	-	-	6	-	1	4	-	25
146-4	-	1	-	8	1	-	3	4	-	2	3	-	22
146-5	1	1	-	7	-	-	2	4	-	7	2	1	25
146-6	1	1	-	7	-	-	4	3	-	2	1	-	19
148-1	4	-	-	2	-	-	3	3	-	-	2	-	14
148-2	4	-	-	2	-	-	-	5	-	2	4	-	17
G-1	2	-	1	-	-	-	2	3	-	4	3	-	15
G-2	2	1	-	-	-	-	1	2	1	1	1	-	9
G-3	5	-	-	2	-	-	-	6	-	-	1	-	14
cumul _	61	9	1	53	2	3	33	65	5	32	41	4	307
en % _	19,9	2,9	0,3	17,3	0,7	1,0	10,7	20,5	1,6	10,5	13,4	1,3	100

Il n'y a pas de différence statistique de comportement méiotique entre les familles ou les individus d'une famille. Par rapport aux répartitions chromosomiques en anaphase I récapitulées précédemment dans les arabusta *l. s.* avec *C. congensis*, on enregistre ici un plus mauvais équilibre des disjonctions avec **seulement 19,9 % de disjonctions équilibrées 22/22**, mais 77 % de répartitions chromosomiques inégales provoquées par les "traînards", et 51,2 % des CMP à disjonctions déséquilibrées 22/x . **Le nombre maximum de "traînards" par cellule mère ne dépasse pas 3**, comme dans les hybrides avec *C. congensis*.

Seulement 46 % des pôles ont 22 chromosomes.

3. Interprétation

Le comportement méiotique chez l'hybride tétraploïde arabusta n'est pas fondamentalement différent de celui des autotétraploïdes de *C. canephora* observé par Grassias (1980). L'arabusta *s. s.* produit 4 multivalents (1 tétravalent et 3 trivalents), 12 bivalents, et 7 univalents contre en moyenne 14 bivalents, un nombre variable de 0 à 8 univalents, et un maximum de 5 quadrivalents potentiels chez *C. canephora* 4x. Bien que le nombre de multivalents dans les deux types de matériels soit semblable, les problèmes de régularité de méiotique et de fertilité n'ont pas la même origine. Par analogie avec les hypothèses de Louarn (1992) relatives aux hybrides diploïdes doublés, l'augmentation de l'asyndèse pourrait résulter :

- chez les autoploïdes d'une compétition entre les quatre chromosomes de chaque quadruplet ;
- chez les arabusta d'un manque d'affinité entre les deux génomes de *C. arabica* entraînant des univalents et de l'affinité entre un des génomes de *C. arabica* et celui de *C. canephora* pouvant conduire à des trivalents.

Les formules méiotiques moyennes des arabusta *l. s.* sont comparées dans le tableau 38.

Tableau 38 : Formules méiotiques moyennes des arabusta *l. s.* avec : *C. canephora* (arla, arabusta *s. s.*), *congusta* (J.H.), *C. dewevrei* (N°387), et *C. liberica* (kawisari B, Ar46 x 051029T).

dénomination des hybrides	arbres étudiés	variations des associations chromosomiques				références bibliographiques
		I	II	III	IV	
arla	3	6,7 - 8,8	15,4 - 18,7	0,2 - 0,9	0,03 - 0,2	Leliveld * (1940)
de robusta femelle	4	5,8 - 8,5	14,0 - 16,0	1,3 - 2,5	0,3 - 0,7	Grassias (1980)
d'arabica femelle	2	6,0 - 6,7	13,4 - 14,9	1,5 - 2,4	0,8 - 1,0	Grassias (1980)
arabusta <i>s. s.</i> F1	6	6,1 ± 0,8	17,4 ± 0,4	0,8 ± 0,1	0,2 ± 0,2	Owuor ** (1985)
J.H.	5	2,8 - 8,2	13,4 - 20,1	0,1 - 1,6	0,02 - 1,0	Leliveld * (1940)
N°387	1	10 - 18	12 - 16	0,5	0,5	Mendes *** (1939)
kawisari B	1	4,2	19,6	0,1	0,06	Leliveld * (1940)
Ar46 x 051029 T	1	8,8	16,1	0,4	0,4	étude ci-jointe

I : univalent ; II : bivalent ; III : trivalent ; IV : tétravalent.

* extrait et adapté de Sybenga (1960) ;

** l'auteur a exprimé ses moyennes avec les écart-types ;

*** l'auteur a présenté les variations entre les cellules d'un pied.

Les résultats de métaphase I de méioses d'arabusta avec *C. canephora*, et avec *congusta* des travaux référencés par Leliveld (1940, cité par Sybenga, 1960), Grassias (1980), Owuor (1985) sont très ressemblants par le grand nombre d'univalents (6 à 8). Le nombre moyen de quadrivalents potentiels (III + I et IV) varie en général de 1 à 4 ; Grassias (1980) a trouvé jusqu'à 5 trivalents par cellule mère du pollen (CMP). Par contre les trois hybrides arabusta *l. s.* avec *C. liberica* ou *C. dewevrei* analysés par Mendes (1939), Leliveld (1940, cité par Sybenga, 1960) et dans notre étude ont en moyenne un seul multivalent par cellule en méiose. Par rapport à l'arabusta *s. s.*, les kawisaris montrent aussi un comportement de type allopolyploïde par la présence d'au moins un multivalent. Les irrégularités métaphasiques se traduisent toujours par un nombre élevé d'univalents, qui sont plus fréquents chez les arabusta *l. s.* avec *C. liberica* et *C. dewevrei* que dans l'arabusta *s. s.* Les associations bivalentes, indice de la régularité méiotique, ne sont jamais maximales. Elles sont globalement en nombre semblable quelles que soient les combinaisons arabusta *l. s.*

La différenciation entre *C. canephora* et *C. liberica* mise en évidence par Louarn (1992) sur les hybrides diploïdes se retrouve lorsque ces deux espèces sont confrontées à *C. arabica* au niveau tétraploïde. Le *C. liberica* et le *C. dewevrei* présentent moins d'affinité

avec *C. arabica* que le *C. canephora* ou le *C. congensis*. Les univalents sont toujours nombreux. Globalement, les arabusta *l. s.* présentent des méioses irrégulières avec un nombre variable de bivalents qui n'atteint jamais le maximum : 22.

Les anaphases I analysées sur deux groupes de matériel - arabusta avec *C. congensis* et arabusta avec *congesta* sont comparées dans le tableau 39 aux mêmes types d'observations faites sur arabusta *s. s.* par Grassias (1980) et Owuor (1985). Les arabusta *s. s.* de Owuor (1985) présentent le plus fort pourcentage de CMP à disjonctions équilibrées : 22/22 (48,4 %). Ce chiffre est très différent de ceux obtenus par Grassias (1980) sur l'arabusta *s. s.* (inférieures à 23 %). Il est possible ici que les conditions d'altitude du Kenya soient responsables d'un meilleur comportement méiotique des arabusta.

Tableau 39 : Comparaison des disjonctions chromosomiques en anaphase I des arabusta *l. s.*

dénomination	nombre de		% de cellules mères du pollen		% de pôles à 22	références
	génotypes	cellules	à 22 / 22	à "traînants"	chromosomes	
de robusta femelle	3	112	9,5 - 22,9	48,6 - 60,9	19,1 - 34,3	Grassias (1980)
d'arabica femelle	2	61	5,3 - 9,5	65,0 - 70,6	15,8 - 21,2	Grassias (1980)
F1 à mère <i>C. arabica</i>	6	104	48,4 ± 5,8	2,5 ± 1,5	78,6 ± 5,7	Owuor * (1985)
avec <i>congesta</i>	17	302	19,9	76,8	45,5	tableau 37
avec <i>C. congensis</i>	5	81	37,0	58,0	59,3	tableau 36

* l'auteur a exprimé ses moyennes avec les erreurs-standards ;

Dans les conditions de la Côte-d'Ivoire, il ressort qu'avec 37 % de CMP équilibrées 22/22 et 59 % des pôles à 22 chromosomes, les arabusta avec *C. congensis* sont les plus équilibrés des arabusta *l. s.*. Il persiste cependant un nombre important de "traînants" dans tout ce matériel. Si l'on s'en tient aux études de Côte-d'Ivoire, les arabusta *l. s.* avec les *congesta* montrent des disjonctions en anaphase I intermédiaires à celles de l'arabusta *s. s.* et des arabusta *l. s.* avec *C. congensis* pour les CMP équilibrés 22/22 et les pôles à 22 chromosomes. Globalement l'influence de *C. congensis* a un effet bénéfique sur la régularité des disjonctions chromosomiques. Il serait intéressant de voir si cet effet se retrouve au niveau de la régularité des appariements. L'arabusta *l. s.* avec *C. congensis* ou l'arabusta *l. s.* 3 voies contenant du *C. congensis* ont des disjonctions de méiose en anaphase I plus régulières que l'arabusta *s. s.*.

4. Conclusion

Les nombreux prélèvements de méiotes nous ont permis de déceler que les arabusta *l. s.* avec *C. liberica* et *C. dewevrei* ayant les floraisons les plus précoces ont un déroulement de méiose plus rapide que pour les autres arabusta *l. s.*. Ces premières méiotes montrent de grandes différences entre les arbres et les combinaisons interspécifiques. Une étude plus approfondie des méiotes permettant de quantifier ces différences serait donc des plus intéressantes.

Par rapport aux disjonctions observés par Grassias (1980) sur l'arabusta *s. s.* (15,9 à 21,5 % de pôles à 22 chromosomes avec *C. canephora* mâle, et 19 à 34,3 % dans les combinaisons réciproques), les disjonctions sont mieux équilibrées. Les résultats sur arabusta avec *congusta* sont intermédiaires entre ceux avec *C. congensis* et ceux avec *C. canephora*.

C. LA FERTILITE FEMELLE LUE SUR LES FRUCTIFICATIONS

1. La fertilité de l'arabusta s. s.

a. Description des paramètres

1) Les catégories de cerises

L'observation des catégories de cerises (PP, PE, PV, VE, et VV) par tranchage de 200 fruits/arbre a été décrite dans les méthodes.

Nous les rappelons ci-contre :

- PP : "plein plein" à 2 graines ;
- PE : "plein écaille" à 1 gaine ronde (caracoli) et 1 écaille ;
- PV : "plein vide" à 1 graine et 1 loge vide ;
- VE : "vide écaille" 1 loge vide et 1 écaille.

Les caractéristiques statistiques des catégories de cerises et les niveaux de signification des analyses de la variance du tableau 40 sont obtenues à partir d'un groupe de 110 individus pris au hasard dans plusieurs croisements d'une famille de demi-frères et de frères x soeurs arabusta faits par le même géniteur *C. canephora* 4x (181T).

Tableau 40 : Caractéristiques statistiques des variables de la fertilité et signification des analyses de la variance

résultats statistiques	catégories de cerises				
	PP	PE	PV	VE	VV
moyenne (%)	12,27	65,68	6,50	13,41	2,15
écart-type (%)	6,52	7,90	3,43	7,62	1,82
minimum (%)	1,5	45,5	0	0	0
maximum (%)	31	85	20,5	35	8
erreur standard	0,62	0,75	0,33	0,73	0,17
Les effets :					
croisement (C)	NS	NS	NS	NS	NS
bloc (B)	***	NS	***	***	***
interaction (C x B)	NS	NS	NS	NS	NS

*** : significatif au seuil $\alpha=0,001$;

NS : non significatif au seuil $\alpha=0,05$.

La catégorie de cerises PE est remarquable à double titre. D'une part, elle est nettement la plus fréquente constituant environ le 2/3 de l'ensemble des cerises, et d'autre part elle n'est pas influencée par le milieu et les effets génétiques. Cette catégorie PE varie de 45,5 % à 85 % selon l'analyse avec une erreur standard de 0,75 et un coefficient de variation de 12 %.

Les autres catégories de cerises sont toutes minoritaires par rapport à la précédente, avec des coefficients de variation supérieurs à 53 %. L'analyse de la variance montre que ces catégories sont sensibles à l'action du milieu (effet très hautement significatif), mais en revanche leur fréquence n'est pas modifiée par l'effet croisement. **Il y a autant de variabilité pour les fréquences de catégories de cerises à l'intérieur d'un croisement qu'entre les croisements.**

2) Les variables calculées

Leurs valeurs calculées à partir des catégories de cerises précédentes figurent dans la colonne descendance du tableau 45 (v. p. 142). L'analyse de la variance montre sur toutes les variables calculées, sans exception, des effets significatifs "croisement", "blocs", mais pas d'interaction "croisement x bloc". Les coefficients de variations sont très élevés pour VV.

a) Les liaisons entre variables de la fertilité

Les corrélations entre caractéristiques de fertilité observées et calculées de l'arabusta s. s. ont été obtenues à partir de 56 individus tirés au sort dans sept descendance des croisements précédents à raison de huit arbres par croisement (tableau 41).

Nous relevons les faits suivants :

- absence de corrélation entre les cerises normales (PP) et leurs homologues qui contiennent 1 graine (PE et PV), ni entre les deux catégories minoritaires : double vide (VV) et simple vide (PV) ;
- une corrélation très hautement significative positive entre VV-VE, et négative dans les couples à 2 loges PP-VV, à 1 loge PE-VE, et 1 loge pleine PE-PV ;
- une corrélation négative entre PP et les fruits stériles VV et VE.

Tableau 41 : Corrélations entre variables de la fertilité dans un échantillonnage de 56 arabusta *l. s.* (8 arbres/famille dans 7 descendances)

	P1	PP	PV	PE	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE
REMP	0,68	0,91	-0,20	<u>0,25</u>	-0,92	-0,64	-0,69	-0,75	-0,88
VIDE	<u>-0,26</u>	-0,66	0,49	-0,65	0,92	0,74	<u>0,28</u>	<u>0,37</u>	
CARA	-0,97	-0,91	-0,23	0,45	0,49	<u>0,32</u>	0,96		
ECAI	-1,00	-0,86	<u>-0,35</u>	0,49	0,48	0,17			
VV	-0,15	-0,47	<u>0,11</u>	<u>-0,38</u>	0,55				
VE	-0,47	-0,70	0,24	-0,53					
PE	-0,50	-0,13	-0,58						
PV	<u>0,36</u>	-0,13							
PP	0,84								

souligné : corrélation non significative (pour $\alpha=0,05$)

en gras : très hautement corrélés ($\alpha=0,001$)

les symboles sont définis dans le chapitre III matériel et méthodes

Au niveau des variables calculées, il est normal de trouver le coefficient de remplissage (REMP) corrélé avec ses facteurs explicatifs : d'une part les variables de stérilité précoce : ECAI, CARA, et d'avortement : VIDE qui lui sont corrélées négativement ; à l'inverse, la variable de fertilité P1 qui présente une corrélation positive.

La variable REMP est aussi très liée avec les cerises contenant 2 grains de café (PP) ($r=0,91$), et avec les cerises stériles (sans café) : VE ($r=-0,92$) et VV ($r=-0,64$). Par contre les catégories à un grain PE et PV ne sont pas corrélées significativement avec REMP.

Les trois variables calculées de la fertilité gamétique : P1, ECAI et CARA sont très hautement corrélées entre elles. P1 et ECAI sont bien des expressions différentes d'un même phénomène qu'est la réussite de la fécondation. Le P1 correspond par définition à la probabilité de transformation d'un ovule vierge en jeune albumen (ovule fécondé), le facteur ECAI traduit les stérilités gamétique et zygotique précoce au niveau de la fructification. CARA décrit la perte en café provoquée par ces phénomènes précoces.

Les variables de stérilité précoce n'ont pas de liaison ou très faible avec VIDE qui exprime l'avortement tardif du zygote et de l'albumen. Cette indépendance entre les deux

formes de fertilité avait déjà été énoncée par les variables probabilistes : P1 et P2 (De Reffye, 1974).

Les corrélations des catégories de cerises avec ces variables montrent que seule la catégorie PP exprime à la fois la fertilité gamétique et zygotique. La stérilité gamétique dépend essentiellement des fruits avec des écailles (PE et VE), tandis que la fertilité zygotique tardive est subordonnée aux 5 catégories de cerises car elles ont toutes des loges.

b) La fertilité gamétique femelle

Dans l'étude qui suit nous avons choisi de prendre le P1 de De Reffye (1974) [$P1 = (100 - 2ECAI) / (100 - ECAI)$ sans prendre en compte la dérivation].

P1 et ECAI sont deux formulations différentes d'une même phénomène ($r=0,997$ au risque $\alpha=0,001$: 99,33 % de la variance observée de P1 est expliquée, dans la fourchette de variation de la variable ECAI ($0,30 < ECAI < 0,45$), par l'équation : $P1 = -0,0272.ECAI + 1,417$).

Les P1. calculés en 1979 et en 1980, sont significativement corrélés (mais avec un coefficient de détermination faible $r^2=19\%$). L'analyse de la variance (tableau 42) a été réalisée suivant un modèle mixte à 3 critères dont "bloc", "année" sont fixes et "croisement" aléatoire après la transformation des valeurs de P1 en $2 \arcsin \sqrt{P1}$.

Il y a des effets très hautement significatifs pour les 3 facteurs principaux, et pas de différence significative pour les différentes interactions. La moyenne générale est de : $P1=0,425$. **La part génétique apportée par le facteur famille dans la variance totale est seulement de 3,2 % - soit 21 fois moins que la variance année, et 2,4 fois moins que la variance bloc**". La résiduelle a une participation d'environ 1/5 dans la variance totale. Si on effectue le rapport des variances : "effet famille"/"effet famille + effets non contrôlés du milieu", la variance de l'effet famille représente alors 13 % des variances du P1 non dues à l'année et au bloc. L'absence d'interaction est intéressante pour justifier l'emploi de 2 ou 3 témoins constants dans toutes les comparaisons. Donc en sélection, les données du P1 ne peuvent être interprétées qu'en valeur relative d'une année particulière par rapport aux témoins. On voit que l'effet génétique est vraiment très faible et met en lumière l'importance des effets du milieu par rapport aux effets du génotype : ce qui rend la sélection pour ce caractère d'autant plus difficile.

Tableau 42 : Analyse de la variance du P1 à 3 critères : BLOC, ANNEE, FAMILLE
(données transformées : $2\text{arc sin}\sqrt{P1}$)

Sources de Variation	ddl	CM	F	Signification	Variances	
					Calculées	%
Bloc (B)	1	0,656	20,93	***	0,0111	7,6
Année (A)	1	2,788	88,94	***	0,0987	67,7
Famille(F)	6	0,1056	3,37	***	0,0046	3,2
B x A	1	0,0604	1,93	NS		
B x F	6	0,0354	1,13	NS		
A x F	6	0,0145	0,46	NS		
B x A x F	6	0,0145	0,46	NS		
Résiduelle	84	0,03134			0,0313	21,5
Totale	111					

NS : non significatif au seuil $\alpha=0,05$; *** : significatif au seuil $\alpha=0,001$

c) Analyse factorielle des critères de la fertilité

Les analyses en composantes principales rendent mieux compte des relations entre les variables observées et calculées. Une étude type sur les variables du tableau 43 se rapporte à 375 arabusta s. s. observés en 1986. Les cinq catégories de cerises sont prises en variables actives et les variables calculées auxquelles ont été ajoutés les facteurs probabilistes P1 et P2 de De Reffye (1974), sont mises en variables supplémentaires (tableau 44).

Tableau 43 : Valeurs des variables observées et calculées de la fertilité chez l'arabusta s. s.

	PP	PE	PV	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE	REMP	P1P2	P1	P2
moyenne	10,0	58,9	8,1	18,8	4,2	38,9	67,7	17,6	0,87	0,26	0,36	0,71
σ	6,0	8,2	3,2	9,3	2,9	2,7	7,4	4,0	0,11	0,09	0,10	0,10

Le système d'axes 1-2 exprime 75 % de la variation totale (figure 17). L'axe 1, avec 45 % de la variation, est l'axe de la fertilité zygotique tardive opposant les loges vides aux loges pleines, ainsi que la stérilité zygotique tardive (VIDE) au remplissage (REMP) et à la fertilité zygotique (P2). Il indique aussi le remplissage qui est la variable synthétique de la

fertilité. Notons que le critère de la fertilité zygotique (VIDE) a la plus forte corrélation sur cet axe. Le coefficient de remplissage (REMP) est presque entièrement expliqué par l'axe 1 (contribution relative très forte $=0,94^2=0,88$), et beaucoup moins sur l'axe 2 ($CR=0,08=0,31^2$).

L'axe 2, responsable de 30 % de l'inertie, est représentatif de la fertilité gamétique. En effet, les variables ECAI, CARA, et P1 lui sont corrélées. Il oppose les fruits à 2 loges situés du côté des valeurs positives, aux fruits contenant les écailles placés en valeurs négatives. La fertilité zygotique n'intervient pas sur cet axe. Cette discrimination entre la fertilité zygotique et la fertilité gamétique sur 2 axes indépendants est maintenant classique au niveau de l'arabusta s. s. (Grassias, 1980). **Les deux types de stérilité chez l'arabusta s. s. relèvent donc de deux phénomènes indépendants qui se situent à des époques différentes de la fructification. VIDE est sur l'axe 1 pour la stérilité zygotique, et ECAI sur l'axe 2 pour la stérilité gamétique.** Il est également normal de voir P1 et P2 en opposition avec ECAI et VIDE.

Tableau 44 : Edition des vecteurs propres et des corrélations des variables avec les axes

axes (inertie)	axe 1(0,449)	axe 2 (0,300)	axe 3 (0,138)	axe 4 (0,113)
variables actives :				
PP	0,62	0,57	0,47	0,26
PE	0,74	-0,56	-0,37	0,04
PV	0,09	0,84	-0,34	-0,43
VE	-0,90	-0,24	0,27	-0,22
VV	-0,69	0,34	-0,37	0,51
variables supplémentaires :				
ECAI	-0,27	-0,93	-0,09	-0,23
CARA	-0,36	-0,84	-0,37	-0,10
VIDE	-0,98	0,19	-0,06	-0,04
REMP	0,94	0,31	0,09	0,14
P1	0,26	0,93	0,07	0,23
P2	0,99	-0,03	0,04	0,08
P1.P2	0,63	0,74	0,13	0,20

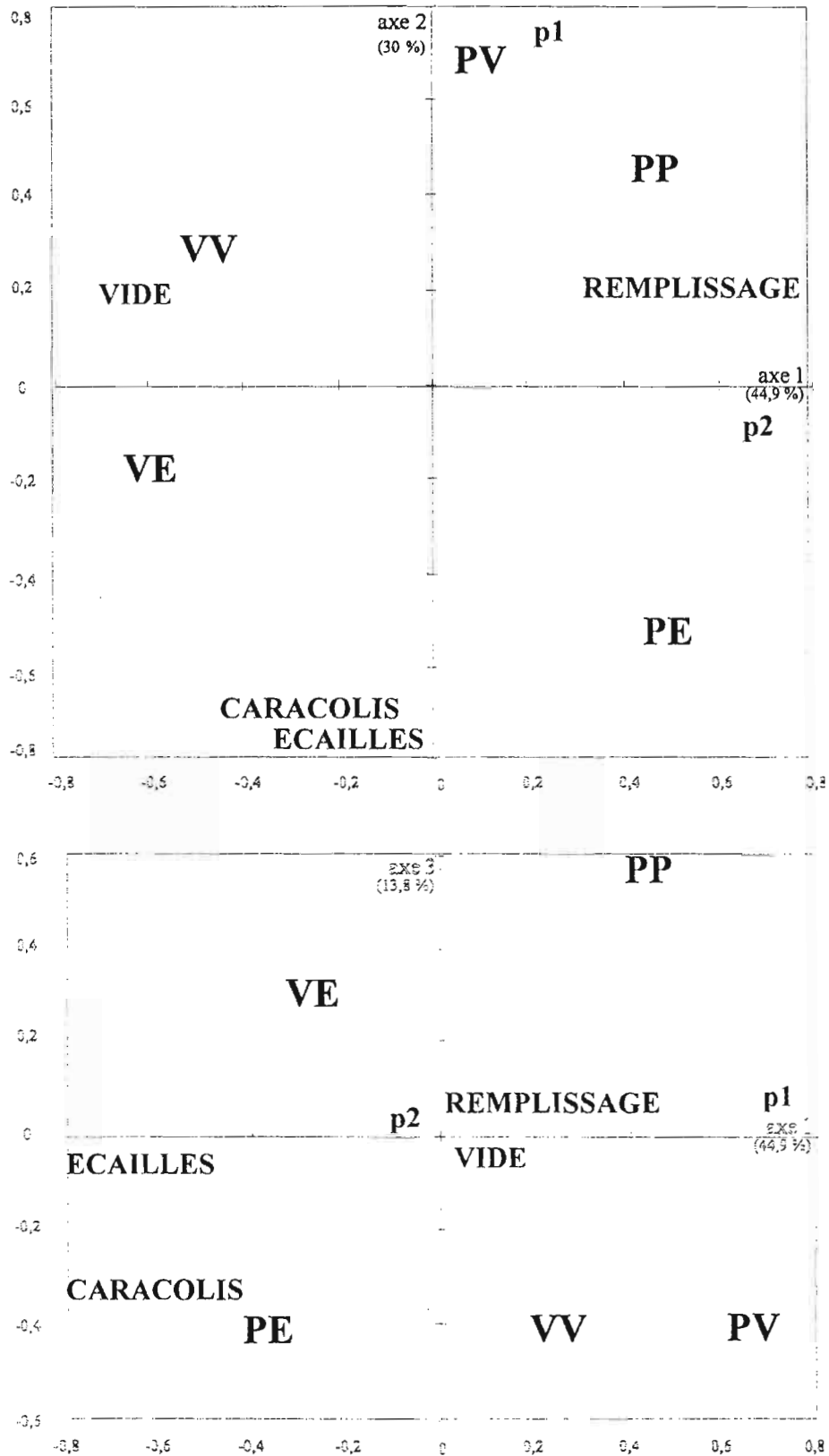


Figure 17 : Représentation dans les plans des axes 1-2 (en haut) et 1-3 (en bas) d'une ACP de la fertilité femelle des arabusta s. s. d'après les coupes de cerises.

b. Influence de la sélection sur la fertilité des arabusta s. s.

L'étude se rapporte aux effets de la sélection des géniteurs 4x *C. canephora* sur la fertilité des hybrides. Sur le tableau 45, nous avons schématisé les catégories de cerises avec les fréquences relatives sur les divers types de matériel obtenus au cours des étapes de la sélection. Par rapport à 20 arabusta sélectionnés, on compare 160 descendants réalisés avec des T0, aux 25 pieds les plus productifs de chacune des étapes de sélection (de E1 à E4) réalisés par 4 niveaux de la sélection des géniteurs *C. canephora* 4x (T1, à T4).

Tableau 45 : Distributions moyennes des catégories de cerises pour 100 fruits et valeurs moyennes des variables calculées chez l'arabusta s. s.

variables	descendants	groupes de clones sélectionnés				
		Sél.*	en E1**	en E2	en E3	en E4
effectifs	160	20	25	25	25	25
PP	12 53	10 60	15 37	15 36	11 44	15 31
PE	66 12	60 14	60 17	62 8	66 11	65 10
PV	7 53	8 39	11 44	11 30	9 32	11 36
VE	13 57	19 49	12 87	10 70	10 57	6 87
VV	2 86	4 69	3 100	2 71	4 85	2 79
ECAI	39,5 10	39 10	36 11	36 9	38 9	37 7
CARA	68 13	69 15	59 16	60 18	68 10	61 11
VIDE	12 58	17,5 35	14,5 70	12,5 51	13,5 52	10,5 58
REMP	0,97 15	0,88 17	1,01 18	1,03 12	0,97 13	1,06 13

Légende * : sélection dans les précédentes descendance ;

** étapes (E1 à E4) d'arabusta sélectionnés (rapports d'activités IRCC des années 80)

xx
xx

moyenne en % des catégories de cerises
Coefficient de variation (en %)

Dans toutes étapes de la sélection, la deuxième catégorie à un grain "caracoli" (PE) est la plus fréquente, puisqu'elle concerne environ les 2/3 des cerises. Elle apparaît aussi nettement la plus stable avec le plus petit coefficient de variation de 8 à 17 %.

Les variables calculées de la fertilité gamétique : ECAI (nombre d'écailles pour 100 ovules), et CARA (taux de grains caracolis), permettent de tirer les informations suivantes :

- i) les écailles, qui expriment la stérilité précoce (gamétophytique surtout), sont très nombreuses (en moyenne de 36 à 39,5/100 ovules, soit de 72 à 79/100 fruits). **La stérilité gamétique femelle provoque plus du 1/3 de perte des potentialités théoriques ovulaires des ovaires noués avec une relative stabilité de fréquence entre les génotypes.** Par rapport aux espèces parentes *C. arabica* et *C. canephora*, **les arabusta s. s. étudiés sont peu fertiles. Il n'y a eu aucune amélioration de la fertilité gamétique femelle au cours des étapes de création/sélection.** Les espoirs de diminuer ce pourcentage sont très minces dans ce type de matériel à cause des faibles coefficients de variation ;
- ii) à propos des caracolis, **les divers arabusta s. s. actuels sont typés par leur taux de caracolis qui est d'environ de 2/3**, contre moins de 1/4 chez les descendance de robusta : la conséquence de la stérilité gamétique pourrait être atténuée sur les productions si les grains ronds étaient plus gros, mais ce n'est pas le cas.

Contrairement aux cerises à un grain caracoli (PE), toutes les autres catégories de cerises ont des fréquences nettement plus faibles et présentent une variabilité importante quel que soit le niveau de sélection.

Le pourcentage de loges vides (VIDE), très fluctuant, varie principalement en fonction du milieu. La variable VIDE est très fortement corrélée, de manière négative, avec le rendement en café marchand ($r = -0,85$). Ce dernier caractère devient donc un excellent critère pour évaluer le remplissage des fruits chez l'*arabusta s. s.* Comme l'amplitude des rendements en café marchand va de 8 à 19 % selon les époques de récolte, les arbres, et les milieux (lieu et année), il est possible d'utiliser ce critère pour la sélection des génotypes qui seront les plus fertiles et donneront les meilleures réponses face aux fluctuations du milieu.

c. Effet de la vigueur

L'arabusta *s. s.* n'a pas le même développement végétatif en bouture ou greffé sur des boutures de *C. canephora*. Nous avons comparé au champ une série de boutures d'arabusta *s. s.* aux mêmes clones hybrides greffés sur le clone IF197 de *C. canephora*. La comparaison entre greffes et boutures a concerné 104 arbres représentés par 13 génotypes ayant chacun 4 boutures et 4 greffes. Les différences de vigueur sont très nettes : les greffes tout en ayant une bonne compatibilité et affinité de greffe avec le *C. canephora*, ont montré par rapport aux boutures une baisse de vigueur très hautement significative, et produit 4 fois moins de café. L'analyse de la variance (tableau 46) révèle des effets clones très hautement significatifs pour PP, PV, VE et VV, mais non significatifs pour PE. Les effets blocs sont un peu différents de l'analyse précédente qui se rapporte aux descendances (tableau 40 v. p. 134). Par contre le greffage, ayant pourtant entraîné une grande différence de productivité des hybrides, n'introduit pas de changement de proportion des catégories de cerises. Il en va de même pour toutes les variables calculées ECAI, CARA, VIDE, et REMP, qui se sont avérées comme des "constantes" indépendamment du développement végétatif modifié par le greffage.

Tableau 46 : Comparaison des effets du greffage sur la fertilité de 7 clones arabusta *s. s.* par l'analyse de la variance

caractères	clones (c)	blocs	greffes (g)	(c) x (g)
PP	***	NS	NS	NS
PE	NS	***	NS	NS
PV	***	***	NS	NS
VE	***	***	NS	NS
VV	***	***	*	NS
CARA	***	***	NS	NS
ECAI	***	***	NS	NS
VIDE	***	***	NS	NS
REMP	***	NS	NS	NS

NS : non significatif ; ** hautement significatif pour $\alpha=0,01$; *** très hautement significatif pour $\alpha=0,001$

Cette expérience s'est révélée capitale car elle montre que **les arabusta s. s. renferment un niveau de fertilité interne qui leur est propre**. Sur ces caractères, il est donc possible de les comparer entre eux en même temps dans un même lieu, sans tenir compte de leur vigueur ni de leur développement architectural. La précaution exige toutefois de les comparer dans un milieu homogène (bloc et année). Ce résultat souligne chez l'arabusta s. s l'importance de la stabilité interne du degré de fertilité qui fixe une potentialité de production donnée. Ainsi, **l'augmentation de la production d'un clone ne peut dépendre que de facteurs externes qui influenceront notamment le développement volumétrique des hybrides et parallèlement la quantité de fleurs. La variabilité intra-clonale (regroupée dans la résiduelle) apparaît ici inférieure à la variabilité entre clones.**

La stabilité interne des données génétiques de la fertilité, indépendamment du volume des hybrides, n'est pas spécifique aux arabusta s. s.. En effet, une expérience similaire conduite sur des arabusta l. s. avec *C. congensis* a prouvé la fiabilité de ce résultat. L'expérience a porté sur la comparaison d'hybrides en franc de pied et en greffes sur un clone arabusta s. s. (1333). Les premiers, ayant hérité du *C. congensis* de la mauvaise adaptation au sol, sont plus petits et produisent moins que les seconds. La comparaison de leurs fructifications a permis de vérifier que les caractéristiques de leur fertilité sont restées invariables. **En règle générale, les facteurs internes de la fertilité ont donc une expression constante quel que soit le développement végétatif des hybrides.**

d. Effet du sens de croisement

Cette étude a été effectuée par Yapo (1987) sur du matériel créé par l'équipe de l'Opération conjointe Orstom/IRCC (Charmetant *et al.*, 1985).

Les croisements concernent 5 familles réciproques comprenant un total de 142 hybrides. Les variables étudiées sont les suivantes : ECAI, CARA, VIDE, et REMP. Le tableau 47 résume leurs valeurs et les significations statistiques.

Tableau 47 : Effet du sens du croisement sur les critères de la fertilité femelle des arabusta *s. s.*

variables calculées	analyse des effets		moyennes des hybrides avec mère:	
	sens du croisement	famille	<i>C. canephora</i> (4x)	<i>C. arabica</i>
ECAI	NS	**	36,1	38,7
CARA	NS	**	60,2	63,5
VIDE	**	**	12,6	17,4
REMP	**	**	1,03	0,89

NS : non significatif ; ** : significatif au seuil $\alpha=0,01$

Le sens du croisement ne fait pas varier la fertilité gamétique représentée par le nombre d'écaillés/100 ovules et le pourcentage de caracolis, mais modifie par contre significativement la quantité de loges vides/100 ovules ainsi que le coefficient de remplissage des fruits. Pour ce dernier caractère, le REMP moyen des individus d'arabusta *s. s.* à cytoplasme *C. canephora* est supérieur de 15,7 % à celui des hybrides réciproques à mère *C. arabica*. L'explication du moins bon remplissage provient essentiellement du fait que **l'arabusta *s. s.* sur cytoplasme *C. arabica* fait plus de loges vides (38 %) que les croisements réciproques**. Cette constatation va dans le même sens que les conclusions de Grassias (1980) qui a signalé une moins bonne fertilité de l'arabusta *s. s.* à parent femelle *C. arabica* par rapport à ceux ayant une mère *C. canephora*. L'adaptation écologique particulière des deux parents peut traduire cette différence de comportement des arabusta réciproques. Il aurait été nécessaire de vérifier nos résultats par un essai construit en deux sites climatiques (par ex. à Divo et au Tonkoui).

e. Effet de la sécheresse

Nous avons déjà relaté l'effet de la sécheresse sur le taux de grains caracolis (Charmetant *et al.*, 1991) : ce caractère considéré comme stable varie cependant quand les conditions de sécheresse deviennent très marquées. La figure 18 montre l'évolution de ce paramètre pendant 3 années (1985, 1986 et 1987) sur l'ensemble des arabusta plantés en 1983 qui sont comparés à 142 génotypes du même essai échantillonnés chaque année.

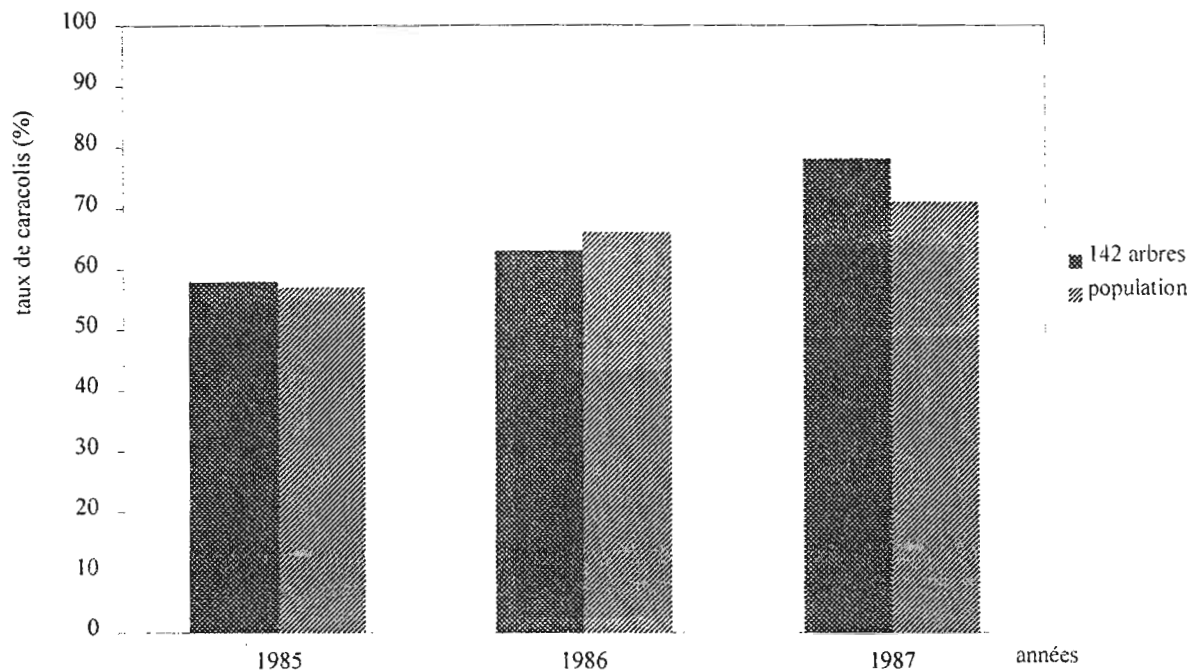


Figure 18 : Evolution du taux de grains caracolis suivant les années sur des arabusta *s.s.* et arabusta *l.s.* 3 voies avec congusta plantés en 1983

L'ensemble des arabusta et les sous-échantillons de 142 arbres présentent des évolutions parallèles sur les trois années. Le taux moyen de caracolis passe de 58 % en 1985 à 78 % en 1987. L'effet année est hautement significatif (test de Neumann et Keuls à 5 %). Pendant cette même période, le taux de loges vides a montré encore une variation plus forte.

2. La fertilité des arabusta *l.s.*

a. chez les kawisaris

Le tableau 48 donne une comparaison statistique des caractéristiques de 32 kawisaris et de 56 arabusta *s.s.*.

L'analyse de la variance des fréquences des catégories des cerises met en évidence des différences très hautement significatives entre les deux types hybrides. Il en est de même pour les variables calculées VIDE et REMP. Par contre, **les variables de la fertilité gamétique des kawisaris et de l'arabusta *s.s.* sont identiques, avec un pourcentage d'écailles voisin de 39 % et un pourcentage de caracolis de 67 %.**

Tableau 48 : Comparaison des variables de la fertilité d'un groupe de 32 hybrides kawisaris à celles des témoins arabusta s. s.

	PP	PE	PV	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE	REMP
moyenne kawisaris	9,6	55,5	8,7	21,8	4,3	38,7	66,5	19,6	0,83
C.V. (%)	57	24	41	48	96	9	16	51	22
moyenne arabusta s. s.	13,5	66,6	6,2	11,8	1,9	39,2	66,7	10,9	1,00
C.V. (%)	57	11	49	59	97	9	15	49	14
distributions identiques	oui	non	oui	non	non	oui	oui	non	non
signification (F)	***	***	***	***	***	NS	NS	***	***

NS : non significatif au seuil $\alpha=0,05$; *** : très hautement significatif au seuil $\alpha=0,001$

Dans cette analyse, il ressort que seule la fertilité gamétique vue sur les variables calculées ECAI et CARA est identique dans les deux types d'arabusta *l. s.*. Par contre, la fertilité zygotique affiche des différences : chez l'arabusta *s. s.* le pourcentage de vide est de 11 %, alors que chez les kawisaris il est presque 2 fois plus. Au bilan, les kawisaris sont moins remplis en graines que les arabusta *s. s.* à cause du plus grand nombre de loges vides, et non à cause de la stérilité gamétique. Le coefficient de remplissage général des kawisaris est inférieur de 17 % à celui de l'arabusta *s. s.*. Ce dernier contient en moyenne 1 graine par fruit alors que le kawisari n'en contient que 0,83.

b. Chez les arabusta *l. s.* : *C. arabica* x *C. stenophylla*

Quatre pieds tétraploïdes issus de deux croisements ont fleuri. En fécondation libre dans la collection arabusta *l. s.*, ils n'ont pratiquement pas fructifié malgré des floraisons abondantes et normales. Les rares fruits noués ne renfermaient pas de graines. **Ces individus arabusta avec *C. stenophylla* sont les plus stériles dans toute la panoplie des arabusta *l. s.* étudiés, bien plus que les plus mauvais kawisaris.**

c. Chez les arabusta *l. s.* avec *C. congensis*

Les résultats du tableau 49 sont tirés des coupes de fruits effectuées sur du matériel hybride identique mis en culture à Divo dans des conditions différentes : champ D4 en 1988, parcelle G14 en 1989.

Tableau 49 Comparaison des caractéristiques de la fertilité des arabusta avec *C. congensis* et des témoins arabusta s. s.

arabusta l. s. de :	effectif	PP	PE	PV	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE	REMP
(en 1988 champ D4)										
<i>C. congensis</i>	149	14,5	65,5	8,1	9,5	2,3	37,6	63,8	11,2	1,03
(C.Ven %)		40	12	51	60	75	10	15	36	10
<i>C. canephora</i>	54	10,3	60,8	9,4	15,8	3,7	38,3	67,0	16,3	0,91
(C.V.en %)		40	12	33	41	87	8	11	34	12
(en 1989 champ G14)										
<i>C. congensis</i>	108	24,0	51,2	12,1	9,1	3,5	30,2	46,0	14,1	1,11
(C.V. en %)		39	23	42	64	92	20	28	42	13
<i>C. canephora</i>	63	23,3	52,5	13,6	7,3	3,3	29,9	46,6	13,7	1,13
(C.V. en %)		25	17	29	66	76	14	19	28	8

Il ressort très nettement :

- un effet environnement (année-champ) très hautement significatif moins favorable à D4-1988 ;
- un comportement similaire des deux types d'arabusta l. s. dans les deux environnements différents : l'analyse de la variance ne montre pas d'interaction "hybride x milieu".

Globalement, les arabusta avec *C. congensis* paraissent en 1989-G14 aussi fertiles que les pieds d'arabusta s. s.. Cependant l'essai D4-1988 fait apparaître **une fertilité plus grande des arabusta avec *C. congensis* qui se caractérisent par moins de loges vides et autant d'écailles que les arabusta s. s.** (voir chapitre V).

Les arabusta avec *C. congensis* ont, comme les hybrides kawisaris étudiés ci-avant, le même niveau de fertilité gamétique (ECAI et CARA) que l'arabusta s. s. ; par contre dans l'essai 1988, les arabusta avec *C. congensis* ont 69 % (=11,2/16,3) de la fréquence des loges vides de l'arabusta s. s.. Le coefficient de remplissage s'en trouve amélioré de 13 % (= (1,03-0,91)/0,91), rendant ainsi ces arabusta avec *C. congensis* plus fertiles que les témoins.

d. Chez les divers arabusta *l. s.* 3 voies

Dans le tableau 50, les caractéristiques de fertilité des arabusta *l. s.* faits avec congusta paraissent plus variables que celles des arabusta *s. s.* (avec *C. canephora*), ou des hybrides

Tableau 50 : Caractéristiques de fertilité des arabusta *l. s.* 3 voies : *C. arabica* x congusta T et des témoins arabusta *s. s.* (sur coupe des fruits en 1988, 1989 et 1990)

arabusta avec	effectif	PP	PE	PV	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE	REMP
congusta "132"	195	25,5	48,5	12,8	9,5	3,7	29,0	45,3	14,8	1,12
(CV en %)		57	32	50	72	122	27	38	48	17
congusta "123"	173	24,5	50,9	12,6	8,4	3,6	29,7	45,2	14,1	1,13
(C.V. en %)		59	28	58	64	106	25	34	51	17
congusta "231"	26	25,7	47,2	15,2	8,9	3,0	28,0	41,5	15,0	1,14
(CV en %)		65	44	85	63	108	35	48	54	17

arabusta *l. s.* 3 voies avec congusta :

"132"= femelle *C. arabica* x (*C. congensis* x *C. canephora*) ;

"123"= femelle *C. arabica* x (*C. canephora* x *C. congensis*) ;

"231"= femelle (*C. canephora* x *C. congensis*) x *C. arabica*.

Les témoins arabusta avec *C. canephora* et *C. congensis* figurent au tableau précédent.

avec *C. congensis*. Cependant les valeurs moyennes des différentes variables ne permettent pas de distinguer les hybrides ayant l'un ou l'autre des deux types de cytoplasme : *C. arabica* ("132" et "123") ou congusta ("231"), ou l'un ou l'autre type de congusta (32 et 23) en pollen.

Le tableau 51 récapitule les divers résultats de fertilité des arabusta *l. s.* 3 voies obtenus avec différentes espèces diploïdes :

- "32" congusta à cytoplasme *C. congensis* ;

- "23" congusta à cytoplasme *C. canephora* ;

- "2C" *C. arabica* x (*C. canephora* x *C. sp. X*) ;

- "52" *C. arabica* x (*C. liberica* x *C. canephora*) ;

- "53" *C. arabica* x (*C. liberica* x *C. congensis*) ;

- et la forme arabusta *s. s.* obtenue avec les caféiers de la Nana.

Tableau 51 : Caractéristiques de la fertilité des divers arabusta *l. s.*
(sur coupe des fruits de 1989)

arabusta <i>l. s.</i> avec	effectif	PP	PE	PV	VE	VV	ECAI	CARA	VIDE	REMP
caféiers Nana	24	8,7	60,8	11,6	14,9	4,0	37,9	67,7	17,3	0,90
3 voies :										
"32"	21	22,8	56,8	7,7	8,6	4,0	32,7	51,6	12,2	1,10
"23"	32	26,4	55,5	10,6	5,5	1,9	30,5	46,6	10,0	1,19
"2C"	21	19,5	59,1	8,7	9,8	2,8	34,5	55,3	12,1	1,07
"52"	10	11,1	58,9	7,5	17,4	5,1	38,1	66,5	17,5	0,89
"53"	17	16,1	57,4	10,7	12,7	3,0	35,1	57,2	14,7	1,00

Les comparaisons statistiques des distributions de variables montrent que les arabusta *l. s.* 3 voies renfermant du liberica ("52" et "53") se distinguent des autres et sont moins fertiles, en particulier à cause d'une plus grande fréquence de loges vides, d'écaillés et de caracolis. D'une façon générale, les stérilités gamétiques sont relativement homogènes avec ECAI compris entre 30,5 et 38,1, tandis que VIDE est beaucoup plus variable allant de 10 à 17,5. Il en résulte des différences entre les types d'hybrides du point de vue remplissage. Chez les arabusta *l. s.* 3 voies, le REMP est le plus élevé avec congusta, le plus faible avec "*C. liberica* x *C. canephora*". Il est intermédiaire chez ceux avec "*C. liberica* x *C. congensis*" "*C. canephora* x *C. sp. X*". Les hybrides avec Nana sont aussi mauvais que les arabusta 3 voies avec *C. liberica* x *C. canephora*.

Les premières analyses faites sur quatre arabusta *l.s.* 3 voies avec des hybrides tétraploïdisés F1 de *C. eugenioides* x *C. canephora* n'ont pas montré de comportements différents des autres arabusta *l. s.*. Ils sont également affectés de stérilités gamétique et zygotique. Leur nombre insuffisant et le manque de répétitions lié au jeune âge des arbres n'ont pas permis de compléter leur observation. Ces premières analyses montrent que la parenté supposée de *C. eugenioides* avec *C. arabica* n'est pas une condition nécessaire et suffisante pour augmenter la fertilité des arabusta *l. s.*. Des expériences complémentaires créant des arabusta *l. s.* avec *C. eugenioides* sont indispensables pour étayer cette argumentation.

En résumé, les hybrides arabusta l. s 3 voies expriment bien les différences de fertilité liée aux espèces. La fertilité gamétique semble peu variable quelles que soient les espèces parentes du groupe des caféiers diploïdes. Par contre, ces dernières ont une influence sur la fertilité zygotique dont dépend le coefficient de remplissage. Nous pouvons expliquer schématiquement la valeur des arabusta l. s. "3 voies" par rapport aux arabusta l. s. "2 voies" d'après les espèces diploïdes qui les composent, en accordant des différences de degrés d'efficacité suivant leurs génomes comme dans le tableau 52 :

Tableau 52 : Schématisation de la fertilité générale des arabusta l. s. : effet des dosages génomiques des espèces diploïdes

	<i>C. congensis</i> (++)	<i>C. canephora</i> (+)	<i>C. liberica</i> (0)
<i>C. congensis</i> (++)	++++ avec <i>C. congensis</i>	+++ avec <i>congesta</i>	++ avec (<i>liberica</i> x <i>congensis</i>)
<i>C. canephora</i> (+)	+++ avec <i>congesta</i> "	++ <i>arabusta s.s.</i>	+ avec (<i>canephora</i> x <i>liberica</i>)
<i>C. liberica</i> (0)	++ avec (<i>liberica</i> x <i>congensis</i>)	+ avec (<i>canephora</i> x <i>liberica</i>)	0 kawisari

Les résultats de la fertilité ont montré des différences d'aptitude à la combinaison interspécifique avec *C. arabica*. Nous les avons représentées pour les espèces *C. congensis*, *C. canephora* et *C. liberica* respectivement par des symboles d'effets additifs : nul (0), simple (+), ou double (++).

Sur la première diagonale (NO-SE) où sont représentés les arabusta "2 voies" l'arabusta s.s. occupe une position intermédiaire entre ceux avec *C. congensis* (le meilleur) et le kawisari (le moins fertile). L'effet d'additivité des valeurs de la fertilité zygotique apportée par chaque espèce diploïde se retrouve dans les arabusta l. s. 3 voies : les arabusta l. s. 3 voies avec "*C. congensis* x *C. liberica*" dans les deux sens de croisement sont équivalents à l'arabusta s. s. ; les hybrides avec *congesta* sont intermédiaires entre les arabusta avec

C. congensis et ceux avec *C. canephora* ; et les arabusta *l. s.* 3 voies avec "*C. liberica* x *C. canephora*" sont plus proches des kawisaris qui sont toujours les plus stériles.

3. Comparaison générale des arabusta *l. s.*

La comparaison générale des arabusta *l. s.* a été faite par une AFC sur 25 variables actives formées de classes de catégories de cerises (catégorie PP : 3 classes ; PE : 7 ; PV : 3 ; VE : 10 ; et VV : 2).

Le nombre de classes par catégorie de cerises a été choisi pour équilibrer les effectifs de cerises dans chaque classe.

Quatre années consécutives ont été prises en compte pendant lesquelles 769 observations ont été analysées sur l'ensemble des hybrides comprenant l'arabusta *s. s.* (symbole A), l'arabusta *s. s.* particulier avec les caféiers de la Nana (N), les kawisaris (K), l'arabusta avec *C. congensis* (C), et des arabusta *l. s.* 3 voies avec les hybrides interspécifiques tétraploïdisés suivants : congusta (G), *C. canephora* x *C. sp. X* (X), et *C. canephora* x *C. liberica* (52).

Les quatre premiers axes de l'AFC expriment respectivement 50,1 %, 18,4 %, 8,3 % et 7,1 % de l'inertie totale. La représentation graphique du plan 1-2 est donnée dans la figure 19. L'axe 1 fait ressortir le "remplissage" des loges. Il oppose principalement les loges pleines (P) aux loges vides (V). C'est l'axe de la fertilité zygotique. L'axe 2 est un axe de "fertilité gamétique". Il oppose les loges formées : vides (V) ou pleines (P), aux écailles (E).

Nous retrouvons la cohérence de l'indépendance de la fertilité gamétique avec la fertilité zygotique sur l'ensemble des arabusta *l. s.* Pour leur classification, **la fertilité gamétique a moins de variabilité que la fertilité zygotique** puisque l'inertie du premier axe est 2,8 fois plus grande que celle du second. Les variations parallèles (allant dans le même sens) concernent les catégories portant les stérilités les plus marquées donnant des loges vides : VV, VE et PV ; elles sont de sens inverse aux catégories de cerises indicatrices de fertilité PP auxquelles se rattachent aussi les cerises PE. **Chez l'arabusta *s. s.* la catégorie PE apparaît donc comme un indice de fertilité au même titre que la catégorie PP.** L'explication est apportée par les écailles dont la fréquence fait bien partie des caractéristiques

internes de l'arabusta *s. s.*. Dans l'amélioration de la fertilité, les écailles interviennent bien moins que les loges vides car les écailles sont des données relativement stables typiques des arabusta et que le coefficient de remplissage dépend avant tout de la fréquence des loges vides.

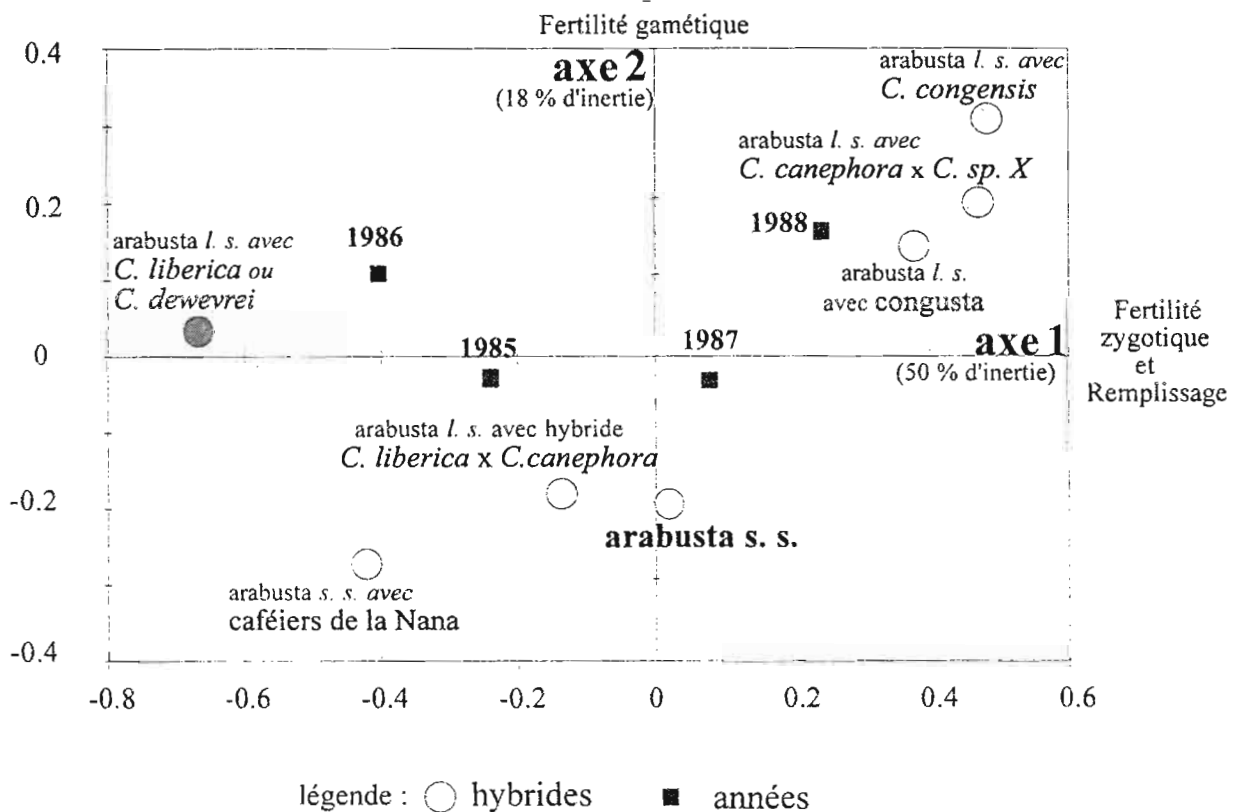


Figure 19 : Représentation graphique en AFC de la fertilité moyenne de l'ensemble des arabusta *l. s.* pendant quatre années.

Les fluctuations annuelles sont évidentes, beaucoup plus prononcées le long de l'axe 1 que du 2ème axe, c'est-à-dire qu'elles touchent surtout le remplissage des loges, et nettement moins la fertilité gamétique. La classification moyenne des années le long de l'axe 1 est le suivant : "1986" < "1985" < "1987" < "1988".

Concernant les types de combinaisons interspécifiques, ils se classent sur la bissectrice des axes 1 (remplissage de leurs fruits) et 2 (réussite de leurs fécondations). **Par rapport à l'arabusta *s. s.*** (lettre : A, dont la position sur le graphique est proche de l'origine) qui

montre une fertilité moyenne dans l'ensemble étudié, les hybrides les plus fertiles sont issus des combinaisons avec *C. congensis* (C) ou avec le congusta (G), tandis que les arabusta avec les caféiers de la Nana (N), et surtout les hybrides kawisaris (K) sont les plus stériles. Les arabusta *l. s.* 3 voies avec "*C. liberica* x *C. canephora*" ressemblent à l'arabusta *s. s.* La dernière combinaison arabusta *l. s.* 3 voies comportant *C. sp. X*, observée seulement en 1988 (qui était l'année la plus favorable), se positionne avec le groupe des hybrides les plus fertiles : arabusta avec *C. congensis* et avec congusta.

4. Conclusion

a. Le choix des critères de la fertilité des géotypes arabusta *s. s.*

Les catégories de cerises prises individuellement ne peuvent pas servir à la sélection des combinaisons pour la fertilité, car aucune d'entre elles n'a montré un effet croisement significatif dans les analyses de la variance. Les difficultés de tri sont aussi amplifiées par l'action du milieu. Les 4 catégories de cerises les plus variables ont les fréquences relatives suivantes : 39,4 % (pour VE), 33,6 % (PP), 17,6 % (PV), 9,6 % (VV).

Ce sont les catégories VE et PP qui sont les plus représentées, et corrélées négativement de manière très hautement significative ($r=-0,7$). Ces catégories de cerises sont intéressantes à considérer pour évaluer les effets du milieu sur la fertilité.

En sélection, ces catégories prises individuellement sont peu fiables à cause de leur faibles fréquences et de leur instabilité face au milieu. La meilleure catégorie à observer aurait pu être PP (avec café) qui représente la fertilité. Mais cette catégorie a un coefficient de variation trop grand. Les autres catégories de cerises sont les moins fréquentes et les plus variables.

La deuxième catégorie de cerises (PE) est la plus fréquente, environ 2/3 des cerises ; et la plus stable avec le plus faible coefficient de variation. La catégorie à grains caracolis produit du café en quantité importante par rapport aux autres cerises. Elles ne peuvent pas être prises en compte pour juger des variations de la fertilité, car elles ne sont pas corrélées avec le coefficient de remplissage. Cependant elles doivent être interprétées chez les arabusta *l. s.* comme un indice stable de fertilité gamétique, au même titre que les fruits de la variété

monosperma de *C. arabica* qui sont à une seule loge fonctionnelle, mais avec une signification biologique différente.

Les variables calculées à partir de variables brutes sont plus efficaces pour évaluer la fertilité. De Reffye (1974) a utilisé les coefficients P1 et P2, qui, par définition, supposent l'indépendance des ovules entre eux, puis des loges entre elles. Ses analyses montrent que le P1 et le P2 déterminés sur les lots de fruits sont corrélés au seuil de 1 % ($r=0,50$ pour 24 individus) exactement comme dans nos analyses (tableau 53). Cette liaison biaise les répartitions binomiales et oblige à appliquer un coefficient de dérivation au P2 pour respecter l'hypothèse d'indépendance entre le P1 et le P2.

Pour les raisons évoquées, les variables indépendantes ECAI et VIDE, additives pour expliquer le remplissage, paraissent adaptées à la situation. Toutefois le P1 (De Reffye (1974) calculé sur les fruits est indirectement de même nature que ECAI et aussi valable que ce dernier.

Tableau 53 : Les corrélations entre variables calculées de la fertilité (375 arbres arabusta s. s.)

	ECAI	CARA	VIDE	REMP	P1
P2	-0,26	-0,36	-0,99	0,93	0,26
P1	-1	-0,93	<u>-0,10</u>	0,56	
REMP	-0,58	-0,64	-0,87		
VIDE	<u>0,10</u>	0,22			
CARA	0,93				

légende : souligné : non significatif (au seuil $\alpha=0,05$)
 en gras : très hautement significatif ($\alpha=0,001$)

Les variables calculées ECAI et VIDE décomposent algébriquement la stérilité générale en deux composantes additives *a priori* indépendantes : celle apportée par les écailles qui définit la stérilité gamétique ou zygotique précoce, et celle due aux loges vides qui définit la stérilité zygotique tardive. La fertilité résultante exprimée par le coefficient de remplissage des fruits (REMP) correspond bien au potentiel maximal de

fertilité (égal à 100 %) duquel est retranchée la somme des pourcentages de stérilité consécutive aux écailles (ECAI) et aux loges vides (VIDE).

b. L'indépendance entre les stérilités gamétique et zygotique

Les analyses factorielles (ACP et AFC) sur les catégories des cerises ont montré que les écailles et les loges vides contribuent séparément à expliquer la définition des deux premiers axes. **Ceci suggère l'indépendance entre ces caractères dépendant respectivement de la stérilité gamétique et de la stérilité zygotique.** Ce comportement vu également par Grassias (1980) sur les premiers arabusta *s. s.* et par Louarn (1992) sur les espèces et de nombreux hybrides diploïdes semble être la règle chez les caféiers.

c. L'action du milieu

Les effets du milieu (bloc, année) modifient la plupart des variables brutes et calculées de la fertilité gamétique et zygotique de tous les arabusta *l. s.*. Son action est relativement plus visible sur les variations intra-clonales que sur les variations intra-descendances. Quelques variables ne sont pas influencées par le milieu : ce sont tantôt la catégorie de cerises à un grain caracoli, tantôt les caractéristiques de la fertilité PP et REMP.

Dans un même milieu, les différences de développement végétatif n'ont pas d'influence sur la fertilité interne des hybrides.

d. Les effets génétiques

Les résultats ont montré que la fertilité femelle dépend de nombreux effets génétiques. Ils sont **visibles à tous les niveaux de différenciation génétiques : entre les types de combinaisons interspécifiques, entre les descendances d'un même type d'arabusta, et entre les hybrides d'un croisement.**

1- Les combinaisons interspécifiques

La comparaison des types d'arabusta a mis en évidence des différences très marquées entre les types interspécifiques. Par rapport à l'arabusta *s. s.*, les plus fertiles sont les arabusta avec les *C. congensis* et les moins fertiles avec *C. liberica* et *C. dewevrei*. Les arabusta avec *C. stenophylla* sont stériles. Il existe donc une aptitude générale et interspécifique à l'hybridation des espèces et des taxons croisés avec *C. arabica*.

2- Les descendance d'un même type d'arabusta

L'effet famille dans la majorité des cas est très faible sur nos arabusta *s. s.*. La part génétique du facteur famille dans la variance totale est de 3,2 %. Cependant certaines familles d'arabusta, comme celles utilisant les caféiers de la Nana, sont aussi peu fertiles que les kawisaris. Elles font apparaître autant de différence qu'entre les types interspécifiques d'arabusta. En sélection, il est préférable de ne pas les utiliser dans les programmes de croisements.

Les clones sélectionnés d'un même type d'arabusta ont le même niveau de fertilité, indépendante de leur âge, de leur vigueur.

3 - Les hybrides d'un croisement

Les arabusta demi-frères ne diffèrent que par le sens du croisement. Le cytoplasme *C. arabica* donne 38 % de plus de loges vides que dans le cytoplasme de *C. canephora*

De toutes les variables, la catégorie de cerises PE donne le moins de prise à la sélection génétique. Elle est stable quel que soit le niveau de sélection. A l'inverse, le coefficient de remplissage serait la variable synthétique idéale dans la sélection de n'importe quel arabusta pour la fertilité.

D. LA FERTILITE FEMELLE ESTIMEE A LA RECOLTE

La fertilité est mesurée sur des échantillons de production par prélèvement de lots de fruits mûrs comptés et pesés. Chaque échantillon comporte environ 200 fruits qui sont dépulvé pour observer leur contenu en détail (poids, nombre et qualité des graines).

1. Chez l'arabusta s. s.

5 clones arabusta à raison de 6 pieds/clone ont été étudiés en ACP. 5 caractères se rapportant à la récolte à maturité ont été choisis pour cette étude :

- PF le poids moyen de 100 fruits (en g) ;
- GRA le poids de 100 graines (en g) ;
- RDM le rendement en café marchand (GRA/PF en %) ;
- CAR le taux de caracolis (en %) ;
- REM le coefficient de remplissage des fruits (max.=2 graines/fruit).

La description sommaire de ces variables est tout à fait typique de l'arabusta s. s. avec CAR=53 % et REM=1,1 (tableau 54). La matrice des coefficients de corrélation révèle la liaison négative attendue très hautement significative entre REM et CAR. Le caractère RDM est significativement corrélé avec GRA ($r^{***}>0$), CAR ($r^{**}<0$) et PF ($r^{*}<0$) :

Tableau 54 : Caractéristiques statistiques des variables de la fertilité de l'arabusta s. s. lues à la maturité des fruits.

caractère	PF	GRA	RDM	CAR	REM
moyenne	122,1	18,0	17,0	53,0	1,14
écart-type	14,5	3,1	3,5	8,6	0,12
effet génétique	***	*	*	**	***

*** très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; ** hautement significatif ($\alpha=0,01$) ; * significatif ($\alpha=0,05$).

Ces corrélations prouvent aussi que les grains caracolis n'ont pas d'influence sur la taille des graines et des fruits, donc **que les graines rondes et les graines normales sont de taille semblable.**

L'ACP sur les variables a donné les résultats présentés dans le tableau 55.

Tableau 55 : Edition des vecteurs propres (Vect.P) et contribution (Ctr) des trois premiers axes d'une ACP sur les caractères de fructification à maturité de 30 arabusta s. s..

	AXE 1 (43,0 %)		AXE 2 (29,9 %)		AXE 3 (21,6 %)	
	Vect.P	Ctr	Vect.P	Ctr	Vect.P	Ctr
poids de 100 fruits	-0,03		0,51	++	-0,75	+++
poids de 100 graines	-0,41	+	-0,45	+	-0,55	++
rendement café marchand	-0,57	+++	-0,41	+	0,14	
taux de caracolis	0,57	+++	-0,31		-0,05	
coefficient de remplissage	-0,42	+	0,53	+++	0,33	

L'axe 1 qui porte 43 % de la variation est l'axe de la fertilité gamétique associée directement au rendement en café marchand..

L'axe 2 avec environ 30 % de la variation est l'axe de la fertilité globale par le coefficient de remplissage et la grosseur des fruits. Selon toute vraisemblance ce sont les cerises de la catégorie PP qui interviendraient dans la définition de cet axe

L'axe 3 ayant une participation de 21,6 % de la variation dépend uniquement de la taille des fruits et des graines. Aucun indice de fertilité n'apparaît sur cet axe.

Cette analyse confirme les résultats trouvés sur les fruits tranchés de l'arabusta s. s.. **Il y a indépendance entre la fertilité gamétique (axe 1) et la fertilité zygotique (axe 2).** La fertilité globale dépend des deux types de fertilité. **Le fort taux de grains caracolis (voisin de 2/3) a un impact plus important sur la stérilité globale que la stérilité zygotique.** Le taux de caracolis avec un coefficient de détermination de 46 % est donc une bonne variable d'évaluation de la fertilité de l'arabusta s. s..

Le rendement en café marchand sur l'arabusta *s. s.* a un intérêt limité car sans corrélation avec le remplissage. Cependant il peut servir à estimer très rapidement la fertilité gamétique à cause de sa liaison négative hautement significative avec les caracolis.

Les autres critères technologiques ne permettent pas d'analyser la fertilité.

Les meilleurs critères d'analyse de la fertilité à maturité de l'arabusta *s. s.* sont le coefficient de remplissage et éventuellement le taux de caracolis des fruits récoltés.

2. Chez les hybrides kawisaris

Un échantillonnage de 273 hybrides kawisaris pris dans 47 croisements entre 12 géniteurs tétraploïdes de libério-excelsoïdes et 10 *C. arabica* a été étudié pour les caractères suivants :

- des caractères végétatifs : le diamètre (DIA), les nombre de rameaux fructifères (PLF), le nombre de noeuds des rameaux (NNP), la taille des feuilles (PSF) ;
- des caractères de floraison et de production : les indices d'intensité de la floraison 1 (FL1) et de la floraison 2 (FL2), l'indice de la qualité de la floraison 1 (QFL), le poids de la récolte 1 (R1) et de la récolte 2 (R2) ; et des caractères de fertilité : les taux de grains anormaux (TAN), de grains desséchés précocement et noirs (DES), de grains caracolis (CAR), le coefficient de remplissage (REM) ;
- des caractères technologiques : le poids de 100 grains (GRA), le rendement en café marchand (RDM) et le poids de 100 fruits (PFR).

A l'exception de trois caractères végétatifs : NNP, PSF et QFL qui n'ont aucune corrélation significative entre eux ni avec les autres caractères, des corrélations existent entre la majorité des caractères (tableau 56). Les plus fortes corrélations (avec des coefficients de détermination supérieurs à 0,25) ressortent entre groupes de caractères :

- de fertilité au sens strict : coefficient de remplissage (REM), taux de grains anormaux (TAN), taux de grains desséchés (TDE) ;
- de développement végétatif : diamètre au collet (DIA) et rameaux fructifères (PLF) ;
- de technologie : taille des grains (GRA) et grosseur des fruits (PFR) ;

- le rendement marchand (RDM) avec les autres caractères de la fertilité au sens strict

Tableau 56 : Coefficients de corrélations entre les caractères végétatifs et reproductifs (floraison, fertilité et récolte) des hybrides kawisaris

	DIA	PLF	FL1	FL2	R2	R3	TAN	TCA	TDE	REM	GRA	RDM
PLF	0,55											
FL1	0,21	0,09										
FL2	0,15	0,20	0,14									
R1	<i>0,33</i>	<i>0,30</i>	0,04	0,26								
R2	0,24	0,24	0,07	0,47	<i>0,35</i>							
TAN	0,02	0,04	0,09	0,03	-0,06	0,02						
TCA	-0,06	-0,07	0,07	0,06	-0,25	0,06	0,11					
TDE	0,09	0,15	0,00	0,05	0,04	0,17	<u>0,39</u>	0,04				
REM	-0,03	0,01	0,03	0,06	0,14	-0,04	-0,63	-0,20	-0,50			
GRA	0,24	0,15	0,02	0,18	0,23	0,19	-0,09	0,01	0,01	-0,03		
RDM	-0,08	-0,08	0,01	0,02	0,02	-0,13	-0,57	-0,15	-0,50	0,79	0,21	
PFR	<i>0,29</i>	0,23	0,03	0,27	<u>0,41</u>	<i>0,30</i>	-0,09	-0,01	0,06	0,22	0,54	-0,08

italique * ($\alpha=0,05$);

souligné** ($\alpha=0,01$);

en gras *** ($\alpha=0,001$)

Une bonne corrélation existe entre la vigueur, les récoltes, la grosseur des fruits et des grains, de même qu'entre les critères de reproduction (floraisons et récoltes).

Il est remarquable de constater que le caractère taux de caracolis (TCA) n'a aucune corrélation avec les autres caractères étudiés. En conséquence **le taux de caracolis est une caractéristique génétique d'arabusta, sans liaison avec les autres caractères et notamment avec les critères de stérilité tardive**. Cependant, comme chez l'arabusta *s. s.*, on retrouve des variations inverses du taux de caracolis avec la production R2 et avec la fertilité REM (r est négatif).

Tableau 57 : Edition des vecteurs propres (Vect.P) et contribution (Ctr) des trois premiers axes d'une ACP sur les caractères végétatifs et reproductifs (floraison, fertilité et récolte) de 273 hybrides kawisaris

	AXE 1 (18,1%)		AXE 2 (17,7%)		AXE 3(9,1 %)	
	Vect.P	Ctr	Vect.P	Ctr	Vect.P	Ctr
diamètre	0,31	++++	0,21	+	-0,12	
rameaux fructifères	0,31	+++	0,19		-0,09	
noeuds des rameaux	0,12		0,06		0,45	+++++++
taille des feuilles	-0,15		0,08		-0,31	+++
floraison 1	0,10		0,06		0,16	
qualité floraison 1	0,02		0,02		0,44	+++++++
floraison 2	0,27	++	0,21	+	0,30	+++
récolte 2	0,34	++++	0,18		0,19	
récolte 1	0,25	++	0,30	+++	-0,24	+
TAN	0,28	++	-0,37	+++++	-0,06	
TCA	0,07		-0,15		0,46	+++++++
TDE	0,33	++++	-0,25	++	-0,17	
GRA	0,19		0,27	++	-0,13	
RDM	-0,35	+++++	0,39	+++++	0,08	
REM	-0,29	+++	0,44	+++++	0,08	
PFR	0,28	++	0,31	+++	-0,09	+

+ : niveau de contribution des variables sur les axes

L'ACP (tableau 57) montre que les deux premiers axes expriment le même pourcentage de variation avec respectivement 18,1 % et 17,7 %. Ils portent notamment en commun les caractères de la fertilité globale (REM, RDM), de stérilité tardive (TAN et TDE), et de production (récolte 1 et PFR). Les caractères de fertilité sont naturellement en opposition avec ceux de la stérilité. Le rattachement de ces critères aux deux premiers axes indique clairement qu'ils dépendent d'au moins deux facteurs indépendants.

L'axe 1 est celui du développement (diamètre et rameaux fructifères) lié à la production (récoltes 1 et 2), à des caractères de stérilité zygotiques (TDE et TAN) et une part de la stérilité globale (REM et RDM en négatif).

L'axe 2 de fertilité porte les caractères REM , RDM et récolte 1 associés positivement à la grosseur de fruits (PF) et des graines (GRA), et qui s'opposent aux caractères de stérilité zygotique (TAN et TDE.) C'est l'axe de la part de la fertilité générale indépendante de la vigueur.

Le troisième facteur (9.1 % de la variation) est l'axe de la fertilité gamétique femelle avec le taux de caracolis (TCA) associée et à la précocité de mise en place de la phase reproductive (NNP) et à l'ampleur de la floraison (QFL). La durée du stade juvénile exprimé par cet axe est indépendante de la fertilité globale et de la production figurant sur les deux premiers axes.

3. Conclusion

L'évaluation de la fertilité des arabusta *I. s.* peut se faire sur les fruits récoltés à maturité par le rendement en café marchand puisque ce caractère est très lié au coefficient de remplissage des fruits. Il y a concordance parfaite des défauts de la fertilité femelle des kawisaris observée sur fruits à maturité et sur les fruits immatures tranchés, car ces défauts sont dus à la stérilité tardive de type zygotique qui provoque la dégénérescence des graines. La fertilité générale se partage en deux fractions : l'une indépendante de la vigueur, et l'autre en liaison négative avec la vigueur due à des avortement de graines. Cette dernière observation montre que le gigantisme de certains kawisaris est défavorable à la fertilité postzygotique. La taille des graines a peu de rapport avec la fertilité. Le taux de caracolis, la précocité de floraison et la taille des feuilles sont sans liaison avec les caractères intéressants de fertilité et de production.

F. LA STERILITE DE DISJONCTION DES ARABUSTA

La stérilité totale des arabusta *l. s.* n'a jamais été observée dès lors que la constitution génétique permettait aux hybrides d'avoir une croissance et un équilibre végétatif satisfaisants jusqu'au stade reproducteur (hybrides non affectés de stérilité de développement). Par leurs irrégularités méiotiques, les arabusta *l. s.* ressemblent le plus aux autopolyploïdes interspécifiques(*), et auraient les mêmes symptômes de manque de fertilité.

Note * : Les autopolyploïdes interspécifiques associent des génomes d'espèces très voisines et sont moins fréquents que les autopolyploïdes intraspécifiques selon Gottschalk (1985).

1. La stérilité gamétique et zygotique précoce

Tous les arabusta *l. s.* présentent une stérilité gamétique et/ou zygotique précoce incomplète et variable suivant les génotypes et leurs méioses. La fréquence des gamètes équilibrés, vue au travers de l'étude des cellules mères du pollen est inférieure à 20 % comme le montrent nos résultats et ceux de Grassias (1980). La stérilité haplontique généralement de nature chromosomique provient essentiellement des disjonctions chromosomiques déséquilibrées (disjonction-recombinaison génomique et aneuploïdie).

Les arabusta *l. s.* n'ayant pas un comportement en méiose d'amphidiploïde, connaissent des disjonctions similaires aux autotétraploïdes (espèces diploïdes doublées). Les ségrégants les plus avantageés possèdent un équilibre génomique satisfaisant associé à une bonne balance d'interaction noyau-cytoplasme. Ils ont naturellement le plus de chance d'être euploïdes. Parmi eux, on trouvera bien sûr les formes parentales : soit à 22 chromosomes du génome complet d'arabica (A_1+A_2), soit de véritables diplogamètes à 22 chromosomes du génome d'un diploïde ($C+C$). La fréquence, hors crossing-over, de ces gamètes parentaux est toutefois très faible (respectivement $0.93 \cdot 10^{-32}$ et $1.86 \cdot 10^{-32}$ dans le cas de tirage aléatoire, de $4.77 \cdot 10^{-7}$ si tous les chromosomes sont sous forme de bivalents en métaphase I, ou zéro si l'on s'en tient aux appariements proposés par Essad et Demarly (Demarly, 1975)). Suivant le schéma (v. fig. 32 p.249) proposé par Essad (Demarly, 1975), la majorité des gamètes renfermera un génome *C. canephora* associé à 11 chromosomes non homologues de *C. arabica* tirés au hasard entre les génomes A_1 et A_2 . Seuls les gamètes ayant les interactions génomiques nucléaire et cytoplasme-noyau les plus équilibrées ont quelques chances de participer efficacement à la reproduction sexuelle, à l'inverse de tous les autres (formant la

majorité des gamètes) et des aneuploïdes inviables. Cette constatation condamne de façon irrémédiable l'utilisation des arabusta *l. s.* pour l'exploitation de leur fertilité en F1. Une évolution favorable ne peut être recherchée que dans l'exploitation de leurs descendance.

Sur le plan constitutionnel, une part importante des grains de pollen est viable (présentant une bonne colorabilité au carmin acétique pour 40 % chez l'arabusta *s. s.*) ; mais au moment de la fécondation ce pollen subit une sélection sexuelle draconienne. En effet Grassias (1980) a toujours trouvé moins de grains de pollen qui germent chez l'arabusta que chez les parents *C. arabica* et *C. canephora* tétraploïde ; par exemple, pour un clone arabusta *s. s.* ayant 30 % de grains de pollen colorés au carmin, seulement 8 % de ceux-ci germent sur milieu gélosé. Ceci a trois conséquences :

- les gamètes efficaces sont produits en nombre très réduit dans l'arabusta en comparaison de *C. arabica* dont le pollen donne de meilleurs rendements de fructification en rétrocroisement ; en fécondation libre les arabusta peuvent être considérés alors comme sous-pollinisés du fait d'une dilution de leur pollen efficace entraînant un déficit de nouaison indépendamment de la qualité des parties femelles des fleurs ;
- la double fécondation est assurée en priorité par les gamètes mâles bien formés, capables de germer, et à bon pouvoir fécondant ; ils sont les plus aptes à engendrer des semences viables bien constituées et descendance avec des gamètes femelles équilibrés. toutefois ils peuvent féconder des ovules peu déséquilibrés qui ont une structure génétique complémentaire minimale de la leur ;
- les anomalies génétiques de la fertilité femelle des arabusta dépendent beaucoup moins de la constitution génétique du pollen que de celle des ovules ; **la nature des produits de la fécondation n'est plus apportée de manière symétrique par les gamètes mâles et femelles.**

Si on considère les ressources qui influencent les potentialités de descendance (différence d'allocations) entre gamètes mâles et femelles, **la sélection sexuelle serait beaucoup moins sévère du côté femelle.** Toutefois les gamètes femelles ayant des garnitures chromosomiques les plus déséquilibrées donnent : i/ des ovules inviables infécondables, très fréquents chez les arabusta *l. s.* ; ii/ des ovules plus ou moins équilibrés fécondables qui subiront ou non un avortement précoce selon la qualité des gamètes mâles qui les fécondent.

Cette forme de stérilité (stérilité gamétique et zygotique précoce) conduit à la formation des loges en écaille (sans graine) sans que l'on puisse dissocier les parts attribuables à l'absence de fécondation ou aux avortements précoces.

Les écailles sont en réalité, pour une grande partie, le reflet de la stérilité gamétique femelle (stérilité des ovules avant la fécondation) pour les raisons suivantes :

- * d'une part, elles sont en relation avec la viabilité pollinique (corrélation viabilité pollinique et taux d'écailles), comme cela a été également observé chez les diploïdes (Louarn, 1992), malheureusement cette relation n'a pas été étudiée chez les caféiers doublés ;

- * d'autre part la méiose à la macrosporogénèse est similaire à celle de la microsporogénèse (Krug et Mendes, 1940 ; Leliveld, 1938, cité par Sybenga, 1960) ;

- * par ailleurs les écailles générées par des grains de pollen de mauvaise qualité seraient en réalité minoritaires pour la raison de la sélection pollinique.

La fréquence des écailles consécutives au déséquilibre des gamètes femelles peut être considérée en première approximation comme un critère de sélection sexuelle femelle. Comme dans les gamètes mâles, **l'aneuploïdie ainsi que les déséquilibres chromosomiques de génomes différents dans les ovules seraient responsables pour une large part de la stérilité gamétique femelle.** Du point de vue de la différence de structure entre les génomes des espèces diploïdes, ce facteur n'intervient pas de manière fondamentale sur les modifications du taux d'écailles chez les arabusta *l. s.* puisque le taux d'écailles chez ces hybrides est peu variable et relativement constant entre les types d'arabusta. **La fertilité gamétique femelle et zygotique précoce est donc indépendante des interactions des génomes A₁ et A₂ de *C. arabica* avec les autres génomes (y compris celui de *C. congensis*).**

2. Les loges vides et les avortements zygotiques tardifs

La stérilité zygotique des arabusta (au niveau des graine qui donnent la G2) de nature diplontique est observée après la nouaison dans les croisements d'hybrides. Elle affecte les produits de la fécondation des arbres F1, en provoquant l'avortement des graines à divers

stades de leurs développement. Au stade précoce le blocage du développement des loges transforme celles-ci en écailles, tandis que les avortements tardifs donneront des loges vides.

La stérilité zygotique des arabusta se révèle après la nouaison par les loges vides et/ou les avortements zygotiques tardifs de nature diplontique (au niveau de la formation des graines qui donneront la génération G2). Elle affecte les produits de la fécondation des arbres F1, en provoquant l'avortement tardifs des graines par la production de loges vides à divers stades de leur développement.

Les loges vides ont initialement un développement normal de la parche conforme à la double fécondation avec mise en place dans la jeune loge en parche d'un embryon et d'un liquide précurseur de l'albumen. Ce dernier ne mûrit pas en se solidifiant. Sa dégénérescence puis son dessèchement provoque alors la formation de loge vide dans lequel l'embryon meurt souvent avant la maturité des fruits. Ce comportement d'albumen liquide, qui ne mûrit pas en albumen solide, et dans lequel les embryons *in situ* sont inviables, est sous la dépendance de facteurs génétiques. Il est connu en particulier chez le mutant makapuno du cocotier (*Cocos nucifera* L.) (Guzman, 1964 non publié cité dans Balaga et Guzman, 1971). Le déterminisme génétique du caractère chez le cocotier a été expliqué par Zuniga (1953). L'amélioration de la production des noix makapuno est rendue possible par le sauvetage *in vitro* des embryons homozygotes mm (Guzman, 1970) ou par le contrôle des pollinisations des arbres issus de ces embryons (Cedo *et al.*, 1984).

Les loges vides proviennent d'une dysharmonie génique ou/et génomique nucléocytoplasmique dans les produits de la double fécondation, et principalement au niveau de l'albumen. Des interactions entre génomes et/ou chromosomes ou fragments de chromosomes dans les tissus de la graine ne sont pas à écarter :

- au niveau de l'albumen ;
- entre l'albumen et le zygote G2 ;
- entre l'ovule fécondé et les tissus maternels F1 du fruit.

Cette stérilité est provoquée principalement par l'effet des disjonctions-recombinaisons génomiques et d'une mauvaise complémentarité des gènes amenés par les gamètes mâle et femelle. Cependant elle n'est pas assimilable à de la dépression hybride de

deuxième génération qui affecterait les zygotes de manière isolée en dehors de toute interaction avec les tissus du pied mère F1.

Dans l'hypothèse d'un déterminisme génomique monofactoriel du développement de l'albumen porté par des chromosomes de génomes indépendants, trois formules d'associations génomiques entre les génomes de *C. arabica* (A1 et A2) et le génome de *C. canephora* (C) se déduisent en métaphase I des arabusta : A₁-C / A₂-C (formule 1), A₁-C / C-A₂ (formule 2), A₁-A₂ / C-C (formule 3). Leur fréquence aléatoire est de 1/3 chacune. Mais si les associations génomiques ne se font pas au hasard, les nouvelles fréquences seront à attribuer à des phénomènes particuliers de la méiose. Par exemple les associations de métaphase I de la formule 1 seront les plus nombreuses sous l'effet de l'appariement privilégié entre le double exemplaire du génome C du diploïde par rapport aux appariements hétérologues C/A₁ et C/A₂. La formule 3 aura une plus grande fréquence sous l'action d'un système de diploïdisation tel qu'il a été supposé chez *C. arabica* (Kammacher, 1980) et qui suppose la non-ségrégation entre les génomes A₁ et A₂. La formule 2 devient minoritaire en présence de l'un et/ou l'autre des phénomènes dirigeant la méiose que nous venons d'évoquer. Les formules 1 et 2 donnent les mêmes combinaisons génomiques gamétiques parentales et recombinées ; c'est l'inverse pour la formule 3 (tableau 58).

Tableau 58 : Natures des génotypes gamétiques produits en fonction des formules génomiques de départ chez l'arabusta s. s.

génotypes possibles des gamètes	dans la formule 1 (appariement privilégié C-C en M. I)	dans la formule 2	dans la formule 3 (facteur de diploïdisation A1-A2)
A ₁ C	P (fréquent)	P	R
A ₂ C	P (fréquent)	P	R
C C	R	R	P (fréquent)
A ₁ A ₂	R	R	P (fréquent)

légende : P : génotypes parentaux ; R : génotypes recombinés

Si on considère un déterminisme génomique monofactoriel dans le développement de l'albumen qui tient compte des informations tirées du tableau 24 (v. p. 103) où :

- d'une part dans le cas général des espèces il est nécessaire à l'oeuf accessoire (issu du noyau accessoire après la double fécondation) de porter 3 facteurs amenés par chacun des génomes homologues de base de l'espèce (chez *C. arabica* ou chez les diploïdes) ;

- d'autre part un génome homéologue de ceux qui se trouvent dans l'oeuf accessoire ne peut exprimer seul son facteur (cas des graines donnant les triploïdes), mais qu'il faut au minimum 2 génomes homologues dont l'interaction fera agir leur(s) facteur(s) avec ceux des autres génomes ;
- les génomes A_1 et A_2 de *C. arabica* n'exprimeraient pas indépendamment un facteur chacun, mais un seul facteur entre les deux génomes dont la réunion s'assimile à un génome composite A (malgré leurs méioses irrégulières, ceci expliquerait en partie l'impossibilité d'obtenir des graines sur les haploïdes *C. arabica*, sauf à partir de leurs diplogamètes).

Les formations gamétiques (pollen, oosphères et noyaux accessoires des sacs embryonnaires) résultant des disjonctions-recombinaisons des génomes sont constituées de quatre génotypes ayant des fréquences identiques 2 à 2 : d'une part A_1C et A_2C (parentaux pour les formules 1 et 2, recombines pour la formule 3), et d'autre part A_1A_2 et CC (parentaux pour 3, recombines pour 1 et 2). En l'absence d'indépendance des génomes ou de facteurs spéciaux favorisant les recombinaisons, la fréquence des gamètes recombines ne dépasse jamais celle des gamètes parentaux. Par exemple, dans le cas d'un appariement privilégié C-C en métaphase I, les gamètes recombines A_1A_2 et C-C sont en proportion inférieure à celles des gamètes parentaux A_1C et A_2C .

En appliquant les hypothèses des expressions et interactions entre génomes (voir chapitre III) pour prévoir la formation (ou non) des albumens à l'issue de la disjonction-recombinaison, les phénotypes et les génotypes attendus des graines (avec ou sans avortement des albumens) peuvent se prévoir dans les descendances d'arabusta s. s. (tableau 59).

Tableau 59 : Génotypes et phénotypes attendus des albumens polyploïdes chez l'arabusta *s. s.* après les recombinaisons génomiques les plus probables au niveau des fructifications. Effets des interactions entre génomes.

génotypes des noyaux accessoires femelles	génotypes apportés par le pollen			
	parental (formules 1-2) + recombiné (formule 3)		parental (formule 3) + recombiné (formules 1-2)	
	A ₁ C	A ₂ C	CC	A (=A ₁ A ₂) ou pollen <i>C. arabica</i>
A ₁ C / A ₁ C	A ₁ - <u>A₁</u> -A ₁ -C-C-C normal [tétra]	A ₁ - <u>A</u> -C-C-C normal [arabusta]	A ₁ - <u>A₁</u> -C-C-C-C normal [tétra]	A ₁ - <u>A₁</u> -A-C-C loge vide # [Hybride 3x]
A ₂ C / A ₂ C	A ₂ - <u>A</u> -C-C-C normal [arabusta]	A ₂ - <u>A₂</u> -A ₂ -C-C-C normal [tétra]	A ₂ - <u>A₂</u> -C-C-C-C normal [tétra]	A ₂ - <u>A₂</u> -A-C-C loge vide # [Hybride 3x]
CC / CC	<u>A₁</u> -C-C-C-C-C normal [tétra]	<u>A₂</u> -C-C-C-C-C normal [tétra]	<u>C</u> -C-C-C-C-C normal [tétra]	<u>A</u> -C-C-C-C normal [arabusta]
AA (=A ₁ A ₂ / A ₁ A ₂)	A- <u>A</u> -A ₁ -C écaille ou loge vide # [Hybride 3x]	A- <u>A</u> -A ₂ -C écaille ou loge vide # [Hybride 3x]	A- <u>A</u> -C-C normal [arabusta]	<u>A</u> -A-A normal [arabica]

A : génome composite des gamètes de *C. arabica* composé de 2 génomes A₁ et A₂ ;

C : génome des gamètes de *C. canephora* diploïde ;

en souligné : génotypes des zygotes ;

[...] : phénotypes prévisibles des albumens (par analogie d'après phénotypes observés dans le tabl. 24).

Les déductions à tirer de ce tableau sont alors très différentes suivant le génotype des gamètes parentaux issus d'appariements privilégiés C/C ou de l'effet d'un facteur de diploïdisation favorisant l'association A₁A₂.

1- Avec les gamètes parentaux A₁C et A₂C (formules 1 et 2) :

- les combinaisons de double fécondation les plus fréquentes entre les gamètes parentaux ovulaires et polliniques donnent essentiellement des albumens normaux de type arabusta et de type "tétra" en proportion égale. Les génotypes et phénotypes *C. arabica* ne sont jamais reconstitués ;

- les combinaisons attendues présentant des loges vides ne se réaliseraient qu'entre la fécondation d'un gamète parental (mâle ou femelle) avec 50 % des gamètes recombinés (ceux contenant A_1A_2) ; ce qui rendrait cet événement très rare ;
- les rares phénotypes "arabica" ne seraient que le résultat de combinaisons entre la moitié des gamètes recombinés (A_1A_2).

Dans cette éventualité :

- les gamètes mâles à structure parentale A_1C ou A_2C sont moins bien équilibrées que les structures recombinées CC et A_1A_2 qui sont identiques aux formules génomiques des pollens du *C. canephora* 4x et de *C. arabica* ; ces derniers pollens ont toutes les chances de participer davantage à la réalisation des descendance d'arabusta ;
- des loges vides apparaîtront dans les combinaisons génomiques d'ovules à garnitures hétérogénomiques et de pollen typifié "arabica" ; il n'y a pas de loges vides dans les combinaisons entre gamètes recombinés ;
- les rétrocroisements par *C. arabica* montreraient l'indifférence du sens de ceux-ci : les avortements seraient fréquents dans les deux sens qui donneraient environ une fertilité de 50 % avec des graines de type triploïde (avec écaille ou loge vide) (ce qui n'a pas été observé) ;
- parmi les descendance issues des gamètes recombinés, les formes issues du génome A_1+A_2 de *C. arabica* combinées avec un gamète ayant un seul génome de *C. arabica* sont complètement désavantagées au profit des formes recombinées ayant des génomes C de *C. canephora* ; les descendance de ces dernières parfaitement viables dans toutes les combinaisons ont des fréquences naturellement plus grandes.

En conclusion, l'appariement privilégié C/C uniquement n'apporte pas de réponse satisfaisante aux disjonctions-recombinaisons des génomes présents dans les arabusta.

2- Avec les gamètes parentaux A_1A_2 et CC (formule 3)

- les combinaisons les plus fréquentes entre gamètes de type parental donnent des formes toutes viables : $\frac{1}{4}$ de tétra, $\frac{1}{4}$ d'arabica et $\frac{1}{2}$ d'arabusta ;

- les loges vides apparaissent comme dans le cas précédent entre la réunion de gamètes recombinés avec des gamètes parentaux ; leur proportion serait cette fois plus grande car ils dépendent des gamètes contenant le génome de *C. arabica* ;
- les combinaisons entre gamètes recombinés reproduisent pour moitié des "tétra" et pour l'autre moitié des "arabusta".

En commentaire de la formule 3 basée sur l'effet d'un facteur de diploïdisation :

- du côté mâle la sélection pollinique favorisant les gamètes parentaux, la proportion de loges vides donne une indication sur le pourcentage de gamètes recombinés égal au double du pourcentage de loges vides ;
- les rétrocroisements avec *C. arabica* femelle peuvent servir de témoins pour juger de l'importance des gamètes parentaux par rapport aux recombinés ; en réalité les fécondations avec les gamètes parentaux A_1A_2 et CC donnant des graines normales sont nettement plus nombreuses que celles avec des gamètes recombinés ;
- les descendances supposées rares issus de combinaisons entre gamètes recombinés n'engendrent pas de phénotypes originaux.

En accord à les observations de fructification, les déviations par rapport au hasard des différentes fréquences de répartitions des génotypes et phénotypes des albumens et des embryons s'expliquent par l'intervention d'un facteur de diploïdisation qui maintient la liaison génomique A_1+A_2 dans les gamètes. Théoriquement son effet serait supérieur à l'action de l'association privilégiée entre les génomes C.

Chapitre V

MODE DE REPRODUCTION

A. DE LA FLORAISON A LA FRUCTIFICATION

B. LA REPRODUCTION SEXUEE DES ARABUSTA *lato sensu*

A. DE LA FLORAISON A LA FRUCTIFICATION

1. Les cycles de reproduction sexuée

a. Chez les espèces parentes

Les périodicités de floraison et les durées de fructification en rapport avec l'adaptation écogéographique des espèces d'origine ont été observées dans les collections de Côte-d'Ivoire où ces espèces sont rassembleées.

En règle générale, les espèces *C. canephora*, *C. liberica*, et *C. dewevrei* sont bien adaptées aux conditions écologiques guinéennes. Elles fleurissent tous de manière synchrone après les 2 ou 3 pluies inductrices qui surviennent au cours de la grande saison sèche (nov-déc). La période de fructification dure 10 mois pour *C. canephora*, 11 mois pour *C. dewevrei* et de 11 à 15 mois pour *C. liberica*. Ce délai d'environ un an permet à la maturation des fruits de coïncider avec la grande saison sèche. Les *C. congensis*, marqués par leur origine de zones inondables d'Afrique centrale, se déclenchent facilement après 10 jours sans pluie. Ils ne sont pas très bien acclimatés en Côte-d'Ivoire à Divo (Anthony et Le Pierrès, 1987). Il en est de même pour le *C. arabica* originaire des forêts humides d'altitude du Sud-Ouest d'Ethiopie (IFCC, 1978). Pour ces deux dernières espèces la durée d'induction florale (induction suivie de la pause florale en attendant le déclenchement) est plus courte que pour les autres, avec des floraisons plus fréquentes notamment lors de la petite saison des pluies en septembre. La fructification de *C. arabica* dure en moyenne 6 mois à Divo, contre 7 mois en altitude (Tonkoui ou Ethiopie) où les températures sont plus basses. Ses récoltes principales, qui ont lieu en juillet pour les floraisons de janvier et en mars pour celles de septembre, coïncident avec les saisons de pluies, ce qui pose le problème du séchage. Pour *C. congensis*, dont la fructification se prolonge sur 10 à 12 mois, les récoltes nécessitent de nombreux passages car les fruits arrivent à maturité tout au long de l'année. Les caféiers de la Nana sont intermédiaires entre *C. canephora* et *C. congensis*.

Les durées d'induction florale apparaissent ici comme des critères d'adaptation au milieu d'origine. Chez les espèces de plaine, les inductions longues limitent les floraisons de la petite saison sèche. Chez *C. arabica* l'induction courte favorise toutes les floraisons pendant

l'unique saison sèche des montagnes d'Ethiopie ; chez *C. congensis* l'induction courte est un moyen d'adaptation pour avoir des floraisons synchronisées aux régimes de crues et décrues des cours d'eau pendant une période limitée de l'année.

La tétraploïdisation des caféiers diploïdes n'a pas d'effet visible sur le cycle de floraison-fructification. Cependant elle aurait tendance à écourter les durées d'induction florale, donc à augmenter le nombre de floraisons, en particulier en septembre. Les modifications du temps de l'induction florale chez les tétraploïdes artificiels sont la conséquence de dérèglements biologiques apportés par la polyploïdie.

b. Chez les arabusta *l. s.*

Chez les hybrides interspécifiques 4x (ou 3x ou 6x) de *C. arabica*, les durées d'induction florale sont toutes écourtées par rapport à celles de leurs parents, même par rapport à *C. arabica*. Le nombre de leurs floraisons peut-être comparable à celui des *C. congensis*, soit une dizaine de fois dans une année. A la limite chaque pluie déclenche une petite floraison. Ce comportement inintéressant pour le producteur de café n'affecte qu'un nombre limité de fleurs tout en nuisant à l'intensité des floraisons principales. Dans le contexte actuel d'exploitation des caféiers le caractère de floraisons multiples est à contre-sélectionner pour des raisons phytosanitaires et de facilité de récolte.

Le temps qui s'écoule entre la pluie déclencheuse et le jour de la floraison est influencé par la nature du géniteur tétraploïde. L'arabusta *s. s.* fleurit le 7ème jour après la pluie tout comme les hybrides faits avec *C. congensis* ou avec *congusta*. Seuls les *kawisaris* ont une floraison plus rapide d'un jour. Ce comportement les rapproche de leurs parents libério-excelsoïdes qui mettent après le déclenchement 5 à 6 jours pour fleurir. Les temps entre le déclenchement et la floraison ne sont pas tous identiques ; Ils sont en relation avec ceux de leurs parents du groupe diploïde.

Les durées de développement des fruits sont très différentes selon les espèces parentales. C'est un caractère héritable qui apparaît chez l'arabusta *l. s.* comme intermédiaire entre celles des parents à un mois près. Les durées de fructification et les dates des récoltes principales des arabusta *l. s.* (tableau 60) sont donc sous la dépendance d'une additivité très forte.

Tableau 60 : Durée de fructification et époque de la récolte principale des arabusta *l. s.* à Divo.

Hybrides	fructification en mois	époques de récolte principale
arabusta <i>s. s.</i>	8-9	septembre/octobre
arabusta avec <i>C. congensis</i>	9-10	septembre/octobre
arabusta avec <i>congusta</i>	8-10	septembre à novembre
hybrides kawisaris	9-11	novembre/décembre

En résumé, la multiplicité des floraisons des hybrides est due au parent *C. arabica* qui fleurit après chaque sécheresse de quelques semaines. Il apparaît être aussi la conséquence d'un dérèglement physiologique apporté par la polyploïdie chez les parents tétraploïdisés. Il est également amplifié par l'hybridation interspécifique tout comme cela a été remarqué chez les hybrides triploïdes et hexaploïdes.

2. Evolution des ovaires et nouaison

a. La chute des ovaires d'arabusta *l. s.*

La figure 20 présente l'évaluation moyenne au cours de la fructification de 6 clones d'arabusta *s. s.* soumis à 3 types de fécondation : FL, AF et BC par *C. arabica*. Par rapport à 100 fleurs initiales, le comptage d'ovaires présents sur les branches est réalisé tous les mois. Les courbes représentent la diminution des pourcentages d'ovaires ou de fruits restants au cours du temps. Les arabusta *s. s.* ont des courbes de fructification décroissantes, d'allure sigmoïde inversée.

Dès le 2ème mois, les comptages ont concerné le cumul de tous les ovaires accrochés non desséchés sans distinction de taille. Un bon nombre d'ovaires montre des signes de nouaison vers le 3ème mois. Ils deviennent de couleur plus foncée puis commencent à grossir. A ce stade du déroulement de la fructification, nous étions incapables de juger si les plus petits ovaires restés inchangés depuis la floraison pouvaient avoir une nouaison plus tardive, ou si leurs deux ovules n'étaient pas fécondés et devraient se dessécher dans les deux mois (De Reffye, 1974)..

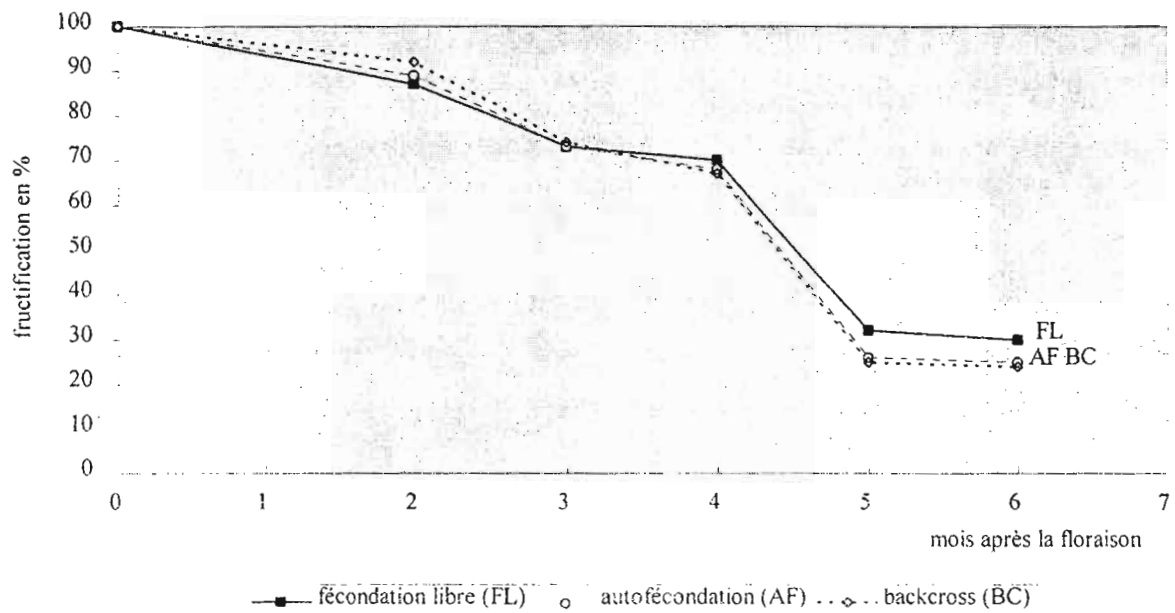


Figure 20 : Comparaison des courbes de fructification de l'arabusta s. s. en fécondation libre (FL), autofécondation (AF), et backcross (BC) par du pollen de *C. arabica*.

Les courbes reflètent trois périodes au cours desquelles on distingue :

- une période à pertes régulières d'ovaires jusqu'au 4ème mois ;
- une phase très brève de moins d'un mois (au 5ème mois) de chutes importantes d'ovaires où environ 1/3 des ovaires tombent ;
- et pour terminer, à partir du début du 6ème mois jusqu'à la récolte, une longue phase de stabilité des pourcentages de fructification où la majorité des ovaires qui ont grossi (fruits noués) iront presque tous à maturité.

Deux constatations peuvent être faites chez l'arabusta s. s.. La première se rapporte à la chute importante du nombre d'ovaires au cours de la troisième période jusqu'à la fin du 5ème mois, amenant le pourcentage d'ovaires efficaces à un niveau bas qui va se maintenir jusqu'à la récolte variant de 20 à 30 % des fleurs initiales. La deuxième constatation concerne le comportement sensiblement identique des types de fruits issus de pollinisations différentes (FL, AF et BC), et caractérise la nouaison chez l'arabusta s. s.. La qualité du pollen indépendamment de la sélection pollinique ne semble pas modifier le taux de fructification.

La poursuite des comptages jusqu'à la maturité complète des fruits nous a permis de remarquer qu'au moment de la récolte, des petits ovaires de même âge que les cerises mûres, restaient encore accrochés, sans s'être développés.

Dans les observations plus fines qui suivent, nous avons étudié l'origine et le devenir de ces petits ovaires (jusqu'à la maturité) en les comparant à l'évolution d'ovaires témoins non fécondés.

b. Le devenir des ovaires au cours de la fructification

L'étude a concerné 39 génotypes. Il s'agit de :

- 4 souches de *C. canephora* à l'état 2x et 4x ainsi qu'une 5ème souche 4x ;
- 1 souche du taxon *C. liberica* à l'état 2x et 4x ;
- 2 lignées *C. arabica* ;
- 14 hybrides arabusta s. s. ;
- 9 hybrides kawisaris (5 issus du taxon *C. liberica* et 4 du taxon *C. dewevrei*) ;
- 3 hybrides arabusta avec *C. congensis*.

Un total de 14884 fleurs a été suivi sur ces arbres maternels pour le repérage temporel des ovaires avec les bouts de laine afin de vérifier que les ovaires développés, ayant éventuellement chuté, ne sont jamais remplacés par de petits ovaires de même âge, et dont le développement serait tardif:

1) Chez les formes parentales

Nous prendrons dans cette partie, à titre de référence, les taux moyens de fructification des espèces *C. canephora*, *C. liberica* et de leurs formes tétraploïdes, ainsi que de *C. arabica*.

a) *C. canephora*

Sur le haut de la figure 21, la courbe témoin des ovaires non fécondés montre la chute de la plupart des ovaires entre 2 et 6 semaines. De rares ovaires persistent sur les branches jusqu'à la 16ème semaine, puis tombent.

Dans le groupe des ovaires laissés en FL, on note un accrochage de la majorité de ceux-ci, jusqu'à 10 semaines, alors que leurs homologues non fécondés chutent en masse. La fécondation a donc eu lieu. A 11 semaines, le grossissement commence et le nombre d'ovaires noués sera maximal et fixé à 12 semaines, car :

- les ovaires restés petits à la nouaison ne grossiront plus, puis finiront par tomber avant 16 semaines ; ils représenteront à la récolte environ 66 % des ovaires initiaux ;
- la plupart des ovaires qui grossissent, atteindront la maturité pour la récolte ; leur chute peut être attribuée tout aussi bien au manque de fécondation qu'à la chute physiologique (allocation de ressources).

b) *C. liberica*

Les courbes (figure 22 en haut) sont très similaires aux précédentes. Le plateau de nouaison se stabilise au niveau de 70 % dès la 6ème semaine. Les ovaires non fécondés tombent tous bien avant la maturité. Des différences se remarquent cependant :

- les ovaires non fécondés ont chuté plus rapidement et régulièrement jusqu'à la 5ème semaine ;
- au moment du grossissement des ovaires fécondés vers 11 semaines, tous les ovaires en place ont grossi sans exception ;
- il y a une remarquable concordance entre le plateau de nouaison après la 10ème semaine et le début de la courbe entre 5 et 9 semaines.

C. liberica se débarrasse plus vite et de manière plus synchrone de ses ovaires non fécondés que *C. canephora*. Les ovaires des FL après la 6ème semaine sont tous pris en charge par l'arbre pour la nouaison et ultérieurement jusqu'à la récolte, sans diminution notable de leur effectif. Nous déduisons qu'entre la 5ème et la 9ème semaine tous les petits ovaires portés par l'arbre sont déjà des fruits potentiels pour aller jusqu'à la maturité. A pareille époque sur *C. canephora*, nous étions incapables de fournir une telle affirmation.

MODE DE REPRODUCTION

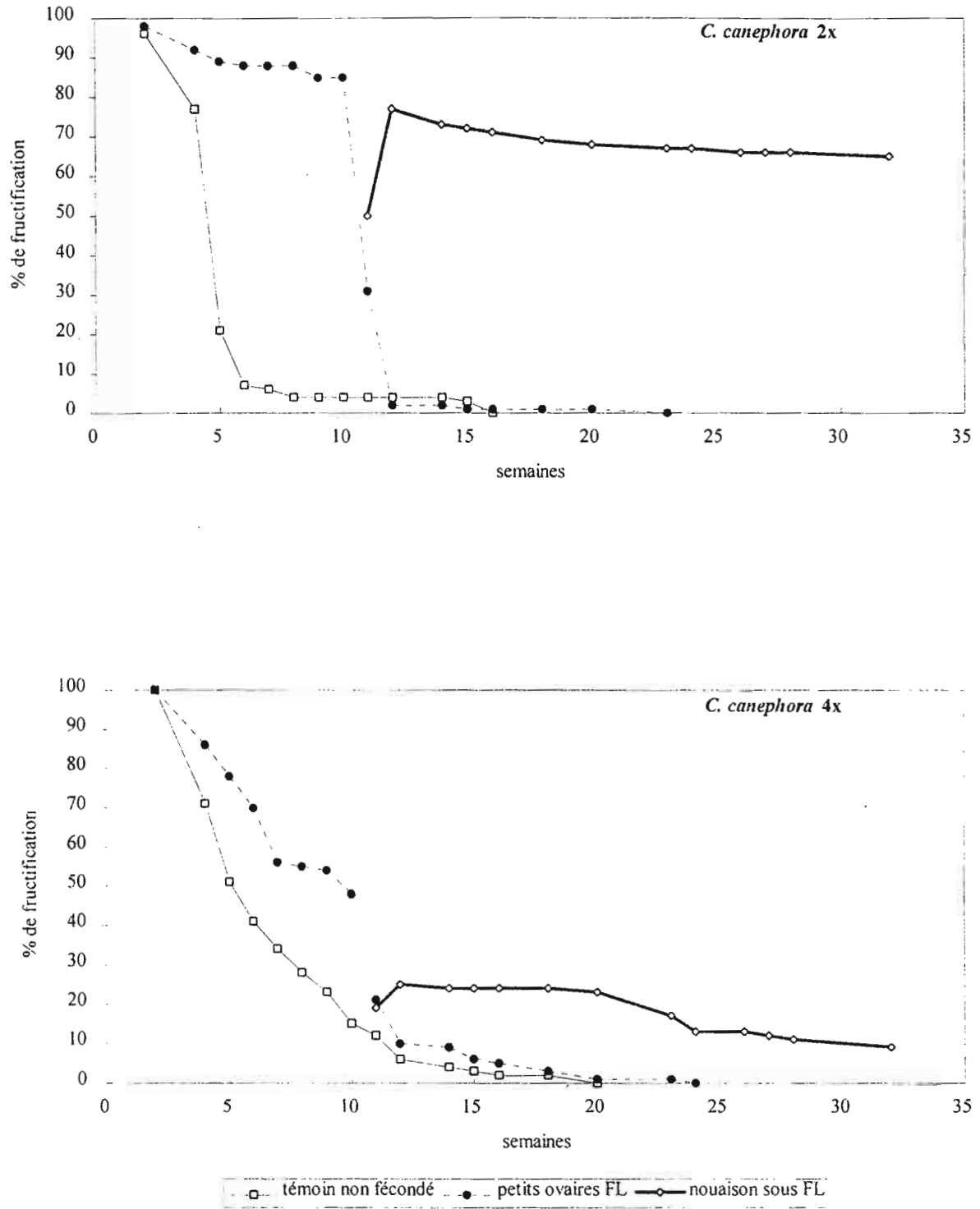


Figure 21 : Evolution du pourcentage de fructification des cafiers - *C. canephora* 2x (en haut) et *C. canephora* 4x (en bas).

MODE DE REPRODUCTION

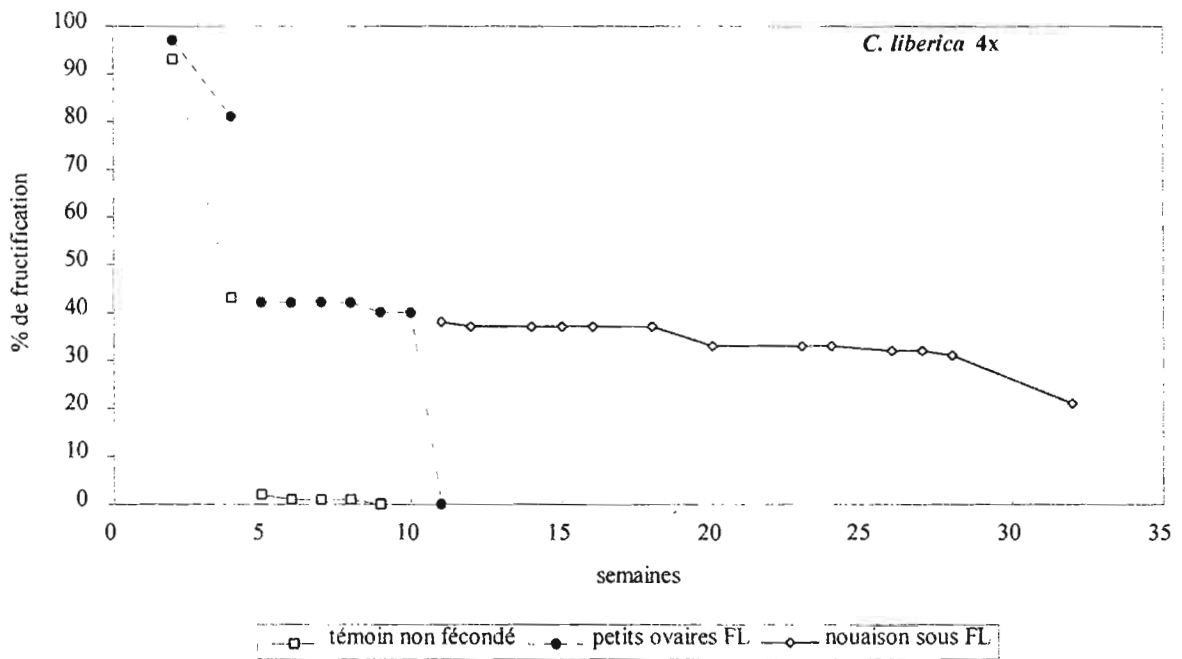
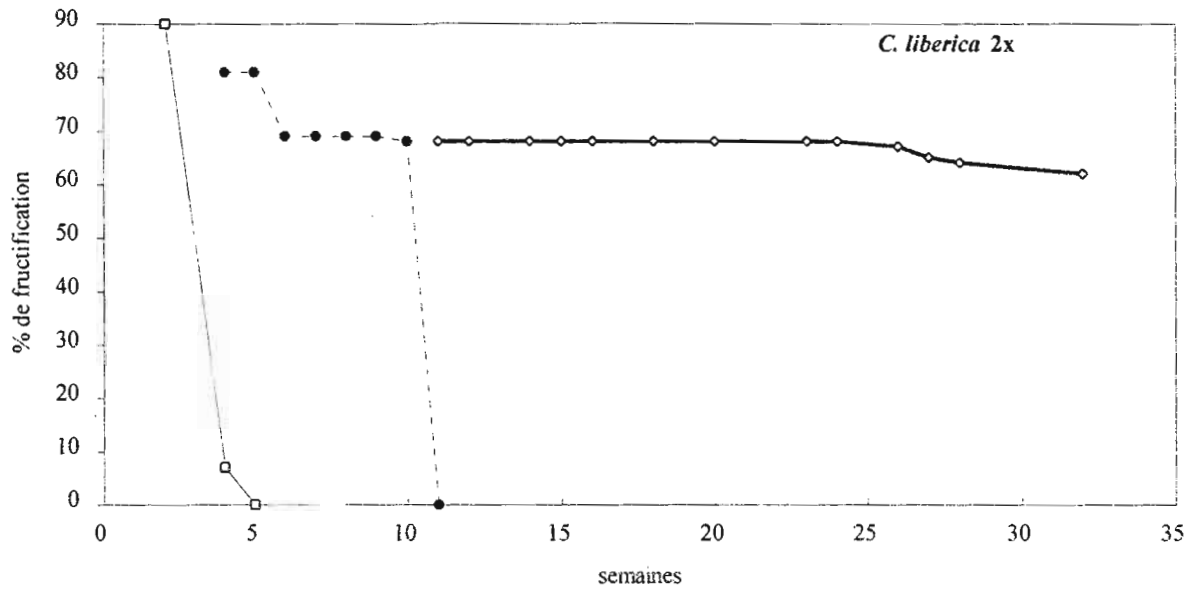


Figure 22 : Evolution du pourcentage de fructification des caféiers - *C. liberica* 2x (en haut) et *C. liberica* 4x (en bas).

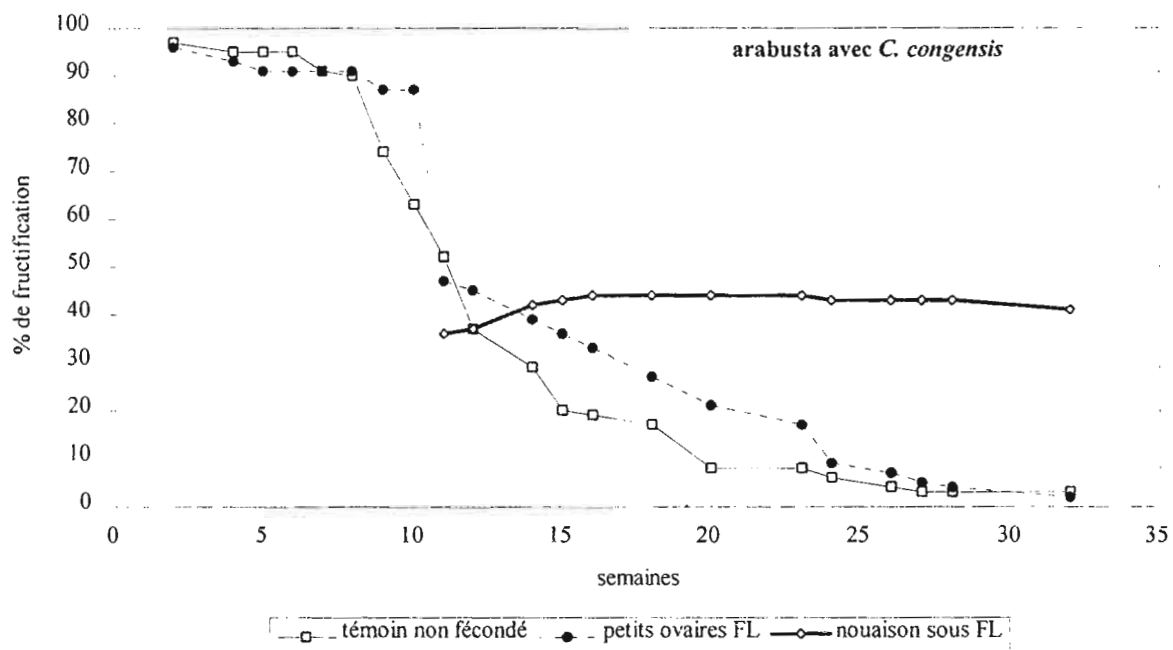
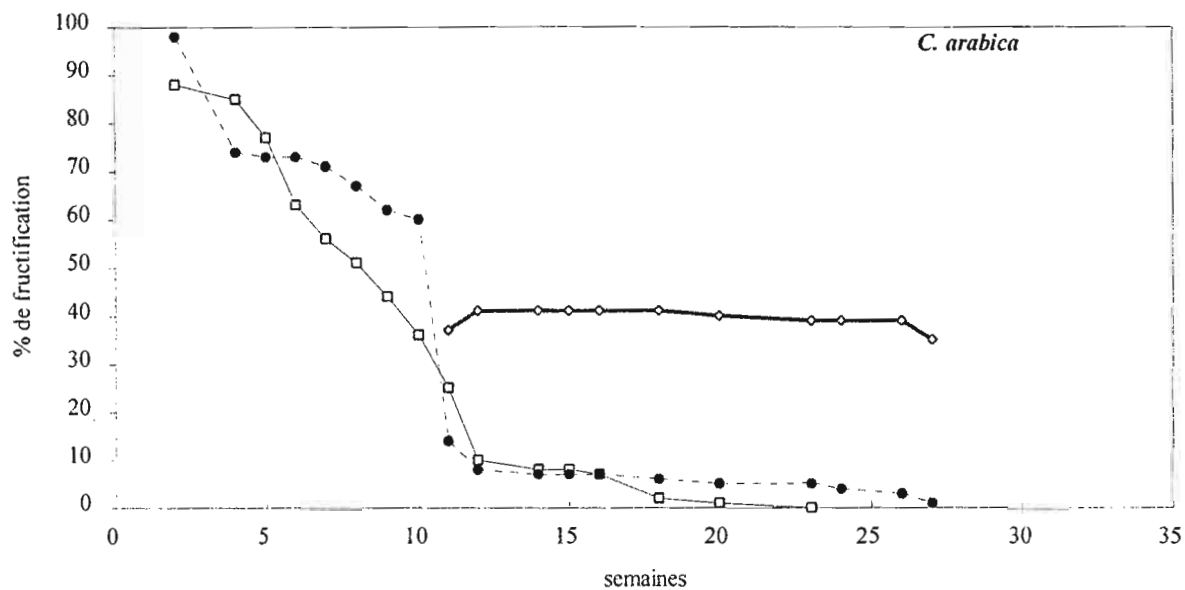


Figure 23 : Evolution du pourcentage de fructification des caféiers - *C. arabica* (en haut) et arabusta *l. s.* avec *C. congensis* (en bas).

MODE DE REPRODUCTION

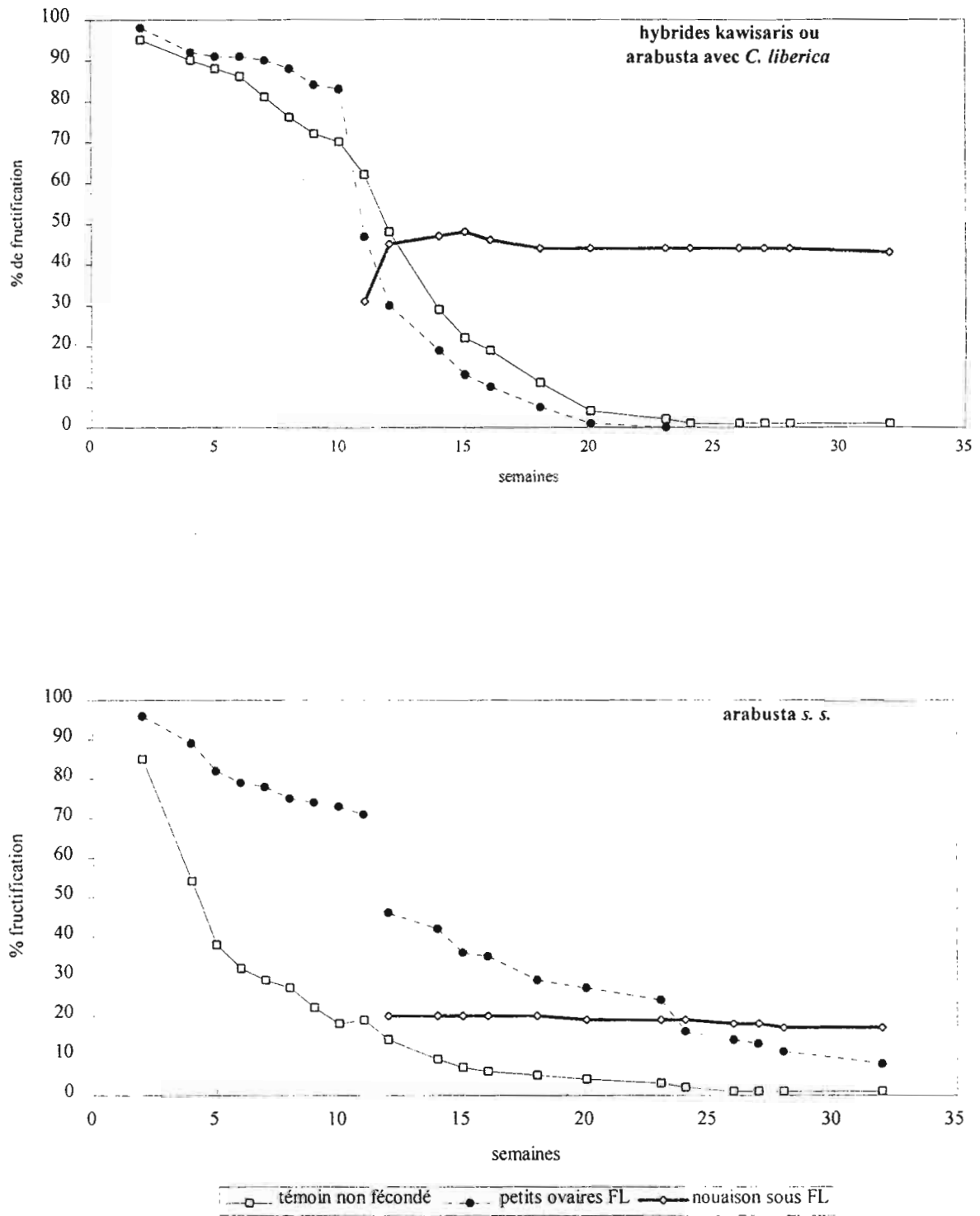


Figure 24 : Evolution du pourcentage de fructification des cafiers - arabusta *l. s.* avec *C. liberica* (en haut) et arabusta *s. s.* (en bas).

e) *C. arabica*

La courbe (figure 23 en haut) représentant l'évolution des ovaires non fécondés, décroît régulièrement pendant les 3 premiers mois après la floraison - ce qui est plus long que dans le cas des deux espèces précédentes. Quelques-uns de ces petits ovaires restent accrochés jusqu'à la 21ème semaine, soit environ 1 mois avant la récolte.

Le graphique fait ressortir une superposition remarquable des courbes représentant l'évolution des petits ovaires non fécondés et de ceux de même morphologie en FL surtout avant la 5ème semaine et après la 11ème semaine. Par comparaison avec les ovaires non fécondés, il y en avait quelques ovaires en FL qui n'ayant pas été fécondés resteraient petits, sans tomber avant la date de maturité..

Les ovaires fécondés qui grossissent dès la 12ème semaine restent à un plateau stable d'environ 40 % pour les *C. arabica* éthiopiens étudiés en basse altitude.

d) Les autotétraploïdes de caféiers 2x

Les études présentées concernent des formes tétraploïdes de *C. canephora* (figure 21 en bas) et de *C. liberica* (figure 22 en bas).

Les allures générales des courbes ressemblent à celles des caféiers de leurs espèces diploïdes respectives. La principale différence se rapporte à une réduction d'un facteur de 2 du plateau des taux de nouaison. Cette baisse de fertilité proviendrait de la présence plus grande de gamètes femelles anormaux déséquilibrés par la tétraploïdisation. Notons aussi la persistance plus prolongée d'un faible pourcentage d'ovaires restant petits sur les branches au moment de la nouaison chez *C. canephora* 4x comme chez *C. arabica* avec le même niveau de ploïdie de leur albumen.

2) Chez les formes hybrides (arabusta l. s. faits avec différentes espèces)

Les arabusta l. s. sont hétérogènes suivant les types hybrides. Le choix de l'ordre des descriptions tient compte du degré de complexité des phénomènes observés. Nous les comparons aux parents décrits ci-dessus (2x, 4x, et *C. arabica*).

a) Les arabusta *l. s.* faits avec *C. congensis*

Les principales particularités enregistrées par rapport aux espèces sont les suivantes (figure 23 en bas) :

- le grossissement des ovaires de ces hybrides est particulier, sans liaison avec le comportement en fructification du parent *C. congensis* ;
- le début du grossissement des ovaires est moins synchrone puisque la durée pour atteindre le pourcentage de nouaison maximal se prolonge sur 6 semaines (11ème à 17ème semaine) ;
- les pourcentages de chute d'ovaires des FL restés petits, et ceux des ovaires non fécondés. Cette dernière situation pourrait être interprétée comme l'absence probable de fécondation chez ces ovaires, mais aussi comme un avortement précoce des zygotes avant la nouaison, ou encore une inviabilité de gamètes femelles qui ne pourraient pas donner de zygotes ;
- quelques ovaires non fécondés resteront accrochés à l'arbre jusqu'à la date de récolte ; comme chez *C. arabica* ;
- le pourcentage de fructification est équivalent à *C. arabica* (voisin de 45 %).

b) Les hybrides kawisaris

Les clones étudiés sont des génotypes issus de *C. liberica* et *C. dewevrei*. L'illustration des résultats (figure 24 en haut) montre une grande analogie avec l'exemple des arabusta avec *C. congensis*. Le plateau du pourcentage de fructification est identique, mais le début du grossissement est plus groupé dans le temps. La situation assez proche de celle de *C. arabica*.

c) L'arabusta *stricto sensu*

Contrairement aux hybrides précédents, l'arabusta *s. s.* (figure 24 en bas) est original par :

- un comportement proche de *C. arabica* et de *C. canephora* 4x au cours de la fructification ;
- un meilleur synchronisme du début de grossissement des ovaires noués qui dure 2 semaines ;
- une forte chute plus précoce d'ovaires non fécondés et un taux de fructification (ou nouaison) plus bas - 20 % contre 45 % ;

- un décalage très significatif entre les courbes d'accrochage des petits ovaires issus de FL et ceux des ovaires du témoin non fécondés.

Ce dernier point est important, car c'est la première fois que nous mettons en évidence chez les ovaires de caféier, cette différence de comportement des petits ovaires ayant dépassé l'âge de la nouaison. *Grosso modo* la quantité d'ovaires issus de FL restant petits est 3 à 4 fois plus importante que le nombre d'ovaires non fécondés. Cette différence provient d'une part non négligeable d'ovaires fécondés, mais dont le développement restera bloqué, tandis que l'autre non fécondée ne pouvait pas nouer (sauf parthénogenèse ou apomixie). De l'ordre de 10 % de ces ovaires de FL parvient à rester sur les arbres jusqu'à l'époque de la récolte.

3. Critères d'estimation des productions

Les comptages périodiques des ovaires testés pendant la durée de fructification n'ont pas la même valeur sur les espèces et sur les hybrides. Nous avons vu que contrairement à des espèces comme *C. canephora*, les arabusta *l. s.* pouvaient conserver jusqu'au moment de la récolte des petits ovaires non noués.

Il est aussi d'une grande importance de constater que les ovaires qui nouent sont tous pris en charge par l'arbre pour la fructification jusqu'à la maturité. La chute des ovaires est sans grande influence sur les taux ovaires noués spécifique de chaque type d'hybride arabusta.

Les débuts de nouaison connaissent un bon synchronisme aussi bien chez les caféiers 2x ou 4x que chez les arabusta *l. s.* Chez ces derniers, les signes visuels de la nouaison commencent à 10 semaines et se terminent à la 15ème semaine après la floraison.

En conséquence, il n'est pas concevable d'avoir une moindre idée de la réussite des fécondations et des prévisions des taux de la fructification avant les 10 premières semaines qui suivent la floraison. Par contre, **la nouaison véritable et définitive, observée à 15 semaines est un excellent critère d'estimation de la production réelle de fruits. Celle-ci peut-être calculée avec une bonne précision par sondage des quantités d'ovaires noués par arbre au quatrième mois après la floraison.**

B. LA REPRODUCTION SEXUEE DES ARABUSTA *lato sensu***1. Les modes de reproduction**

Dans la bibliographie, les auteurs citent différents modes de reproduction des arabusta *s. s.*. Ceux-ci ont été décrits : "autocompatibles au même titre que *C. arabica*" par Capot (1972), tandis que Berthaud (1977) signale seulement 10 % d'autofertilité chez ces structures hybrides en précisant : "la limitation de l'efficacité de l'autopollen et leur allogamie prépondérante". Parallèlement à l'étude de nouveaux arabusta *l. s.*, nous avons donc repris les tests d'autofécondation sur quelques-unes des familles d'arabusta *s. s.* étudiées par ces auteurs. Les AF et les FL de tous ces arabusta *s. s.* ont montré statistiquement le même taux de réussite aussi bien en fruits qu'en graines.

Tableau 61 : Comparaison des taux de nouaison (%) chez les arabusta *l. s.* en fécondation libre (FL) et en autofécondation (AF)

arabusta avec	nombre de génotypes	années	% de nouaison en FL	% de nouaison en AF	Taux d'autofertilité AF/FL
<i>C. canephora</i>	15	80 et 88	29 9-52	24 6-50	0,84 0,54-1,50
<i>C. congensis</i>	6	88	17 13-29	19 12-35	1,01 0,87-1.21
congusta	12	88	13 1-19	6 6-27	0,41 0,08-0,71
	15	82	33 17-59	6 0-12	0,18 0,02-0,41
<i>C. dewevrei</i> et <i>C. liberica</i>	9	84	19 2-26	5 1-14	0,30 0,08-0,65
	10	85	36 23-54	4,2* 0,4-13	0,13* 0,01-1,00

légende

moyenne*
min.-max.

* chiffre calculé après avoir retiré 2 génotypes autofertile

Les pourcentages de nouaison de l'autofécondation et de la fécondation libre à 26 semaines ont été comparés sur 15 génotypes arabusta *s. s.* appartenant à trois combinaisons (Ar53 x 181T, Ar40 x 181T, et Caturra x 181T); 6 arabusta avec *C. congensis*; 12

arabusta *l. s.* 3 voies faits par *congusta* ; 34 hybrides kawisaris descendants de *C. dewevrei* et *C. liberica* (tableau 61) et illustrés dans le système d'axes orthogonaux de la figure 25 (p. 173) où les résultats des fécondations libres (FL) sont mis en ordonnées et ceux des autofécondations (AF) en abscisses.

a. Les témoins fécondations libres (FL)

Les FL servent de témoins aux AF de chaque arbre. Leurs résultats moyens peuvent varier du simple au double comme par exemple chez les kawisaris à une année d'intervalle (19 % en 1984 et 36 % en 1985), à cause du climat. Elles peuvent résulter de fécondations par de l'autopollen ou/et de l'allopollen et donner une bonne idée de la fertilité réelle des arbres sous conditions naturelles. Les pieds stériles en FL ont été écartés des analyses. Les variations de fertilité des hybrides sont évidentes suivant les clones, les types d'arabusta *l. s.*, et aussi les années. Pour les arabusta *l. s.* étudiés, les moyennes des nouaisons ne sont pas très élevées par rapport à celles relevées dans des conditions plus favorables. Dans cette étude (tableau 61), les arabusta *s. s.* avec 29 % de nouaison (variation allant de 9 à 52 %) semblent les plus fertiles ; Les arabusta avec *C. congensis* ont seulement 17 % de nouaison et ceux avec *congusta* 13 %. Les hybrides kawisaris sont des plus variables, avec des taux de nouaison de 2 à 59 %. Les moyennes de ces derniers ont été calculées pendant plusieurs années : elles varient de 7,5 % (en 1989) à 43 % (en 1981). Même si ces valeurs sont variables, ce sont avant tout des données relatives à comparer aux résultats des AF obtenus la même année, sur les mêmes arbres.

b. Les autofécondations (AF)

Si aucun mécanisme physique et biologique ne bloque l'autogamie, les AF expriment l'autocompatibilité des génotypes. D'après nos résultats, l'arabusta *s. s.*, et les arabusta *l. s.* avec *C. congensis* sont parfaitement autocompatibles. Il en est de même pour environ 50 % des génotypes des arabusta *l. s.* 3 voies faits par *congusta*, dont les pieds les plus autofertiles ont donné 27 % de nouaisons.

Chez les kawisaris la majorité est proche de l'autostérilité, à l'exception de 2 pieds franchement autoféconds (année 1985) ; nous présentons ci-dessous leur analyse détaillée dans le tableau 62. Deux génotypes (clones 7 et 48) ont montré un comportement franchement

autocompatible dans les fécondations de 1985. L'un d'eux, (le clone 7 de la combinaison "Ar10 x 1063") est apparenté au *C. dewevrei*, tandis que le second (le clone 48 de la combinaison Ar46 x 1029) est un descendant de *C. liberica* 4x. Un seul : le clone 3 serait partiellement autofertile.

Tableau 62 : Contrôle de la fructification de kawisaris en autofécondation (AF à gauche) et en fécondation libre (FL à droite) sur plusieurs années (fruits noués/1000 fleurs)

(clones) kawisaris	a n n é e s				
	1981	1983	1984	1985	1989
(3) 8 x 1083				129 343	
(6) 10 x 1029	14 411	62 29		18 232	0 43
(7) 10 x 1063		120 358	22 34	311 516	18 66
(11) 10 x 1082			27 78	? 324	
(14) 15 x 1029				4 287	0 72
(18) 15 x 061			? 107		0 60
(28) 15 x 1083			55 174	35 306	
(34) 33 x 035	48 475		? 293		
(41) 40 x 1007				36 254	
(42) 40 x 1007			16 201		25 165
(43) 40 x 1007				0 429	
(44) 40 x 1007				36 367	
(48) 46 x 1029				540 536	
(50) 56 x 1029			7 15		22 25

La recherche de différences entre AF et FL chez l'arabusta *s. s.* a été vérifiée pour les caractères nombre de graines récoltées, taux d'utilisation des ovules, taux de caracolis, pourcentage de loges vides, et poids de 100 grains. Les observations ont été réalisées sur neuf pieds arabusta *s. s.* à cytoplasme *C. canephora*. Pour tous ces critères, les analyses de la variance n'ont pas mis en évidence de différence significative entre les AF et les FL.

L'étude des hybrides kawisaris a été effectuée de 1981 à 1989, et portent sur 55 clones testés en autofécondation. Les résultats comparatifs (effets année, et clone) de 14 génotypes sont présentés dans le tableau 62. Pour 9 clones, on dispose d'observations sur au moins deux années qui ont permis de vérifier la répétabilité du mode de reproduction sur la décennie 80.

Parmi les 55 clones analysés et en dehors des trois hybrides autocompatibles, tous les kawisaris restants, soit 25 hybrides issus de *C. dewevrei* et 27 hybrides faits par *C. liberica*, ont exprimé de l'auto-incompatibilité. A deux exceptions près (clone 6 en 1983 et clone 48 en 1985), par clone et par année, les réussites en autofécondation sont toujours très inférieures à celles des fécondations libres, malgré une grande instabilité du pourcentage des réussites en autofécondation comme pour les FL.

Des observations, au microscope par fluorescence, du développement des tubes polliniques des autofécondations contrôlées de 18 génotypes ont été effectués en 1982. Pour les 18 autofécondations, l'autopollen germe bien sur les stigmates et les tubes polliniques atteignent la base du style. Il n'y a donc pas d'auto-incompatibilité prézygotique de nature gamétophytique apportée par des allèles S comme chez les caféiers diploïdes. L'autofécondation ayant eu lieu puisque les ovaires se maintiennent sur les branches par rapport aux ovaires non fécondés qui tombent précocement, l'auto-incompatibilité des kawisaris serait-elle alors la conséquence d'une barrière reproductrice post-zygotique ?

Comme les kawisaris tétraploïdes contiennent deux génomes *C. liberica* (ou *C. dewevrei*) pour un génome *C. arabica*, nous avons cherché à savoir si les hybrides hexaploïdes à égalité de génome *C. liberica* et *C. arabica* présentent aussi un comportement autostérile semblable (tableau 63). Les tests se sont déroulés pendant l'année 1983 sur 13 hybrides hexaploïdes avec *C. liberica*. Deux arbres stériles en FL (nouaison inférieure à 5 %) ont été écartés.

Tableau 63 : Réussites moyennes des autofécondations (AF) et des fécondations libres (FL) chez 11 hybrides 6x de combinaisons différentes (*C. arabica* x *C. liberica*).

variables	AF	FL	taux d'autofertilité AF/FL
fruits / 100 fleurs	5,2	41,1	0,11
graines / 100 fleurs	4,5	27,9	0,15

Sur les 11 plantes donnant plus de 10 fruits pour 100 fleurs en FL, nous avons trouvé trois plantes à taux d'autofertilité très fort compris entre 0,66 et 0,70 pour le caractère nombre de fruits pour 100 fleurs, et 8 autres plantes étant autostériles. L'autofertilité de ces quelques

hybrides 6x autocompatibles *C. arabica* x *C. liberica* apparaît indépendante du niveau de fertilité sous condition naturelle en FL. En considérant le remplissage des fruits, dans ce type d'hybrides il y a une fréquence non négligeable de graines à albumen avorté, qui font qu'on récolte moins de graines normales que de fruits ; Ce type d'altération des graines en AF et FL affecte aussi bien les arbres autofertiles que ceux à autostérilité dominante.

L'autocompatibilité des kawisaris, comme dans les hybrides homologues 6x, aurait donc pour origine l'interaction entre les génomes de *C. arabica* et de *C. liberica* ou *C. dewevrei*. L'autostérilité constatée auparavant sur un hybride du même type (387) au Brésil par Mendès (1950) est confirmée dans notre étude sur un échantillonnage plus large et varié.

Certains génotypes de kawisaris sont parfaitement autofertiles au même titre que *C. arabica*. L'auto-incompatibilité observée ici n'obéit pas à la loi du tout ou rien comme dans l'incompatibilité gamétophytique de *C. canephora*. Les résultats sont imprévisibles (réponses variables avec les années et les génotypes). Elle pourrait être de nature post-zygotique. **L'origine de l'incompatibilité trouve une explication fondamentale dans les interactions entre génomes parentaux au niveau de l'albumen (6x) et/ou de l'aneuploïdie, mais cette incompatibilité n'est pas systématique.**

c. Le taux d'autofertilité

Il est estimé par le rapport du pourcentage de nouaison en AF et en FL sur un même arbre. Si ce taux est égal à 1, il exprime une autofertilité maximale qui signifie que l'autopollen est aussi efficace pour les fécondations que n'importe quel autre pollen. Dans nos échantillons, les arabusta s. s. sont parfaitement autofertiles, comme les hybrides avec *C. congensis* et avec *congesta*, à la différence de la plupart des kawisaris qui montrent un fort degré d'autostérilité. Dans ce dernier cas, l'autopollinisation provoque des pertes importantes d'ovaires qui peuvent atteindre 100 %.

Une prédisposition à l'allogamie pourrait être favorisée par la longistylie des fleurs de nombreux génotypes de kawisaris. Cette particularité des fleurs n'est pas homogène dans les descendance où elle apparaît. Elle n'affecte que certaines familles de kawisaris aussi bien de parenté *C. dewevrei* que de parenté *C. liberica*, indépendamment des parents *C. arabica*. Quatre familles *C. arabica* croisés par des géniteurs *C. liberica* appartenant tous à la population "gros indénié" (1083, 1031, 1082, et 1061) n'ont jamais présenté ce caractère. La longistylie se rencontre aussi dans quelques familles d'arabusta s. s. ; par exemple plus de la moitié des descendants de la série 1300, ont produit des fleurs longistylées. Le caractère longistylie est porté préférentiellement par des arbres ayant des organes végétatifs de

grande taille, en particulier les arabusta *l. s.* avec *C. dewevrei*. Ce caractère est moins prononcé sur des fleurs exposées au soleil qu'à l'ombre. Cependant ce caractère peut être utilisé pour affirmer que certains géniteurs présumés "Gros Indénié n'ont pas de parenté proche avec *C. dewevrei*. Nos observations ont montré que la longistylie est indépendante du mode de reproduction.

La représentation graphique des pourcentages de nouaison en FL en fonction des pourcentages de nouaison en AF (figure 25) compare l'importance des deux modes de reproduction : allogamie ou/et autogamie. Suivant la position des points par rapport à la première diagonale, on tire les informations suivantes :

- les points proches de la diagonale indiquent des réussites équivalentes en AF et en FL ;
- les points sous la diagonale décrivent les arbres moins fertiles en FL qu'n AF ;
- les points au-dessus de la diagonale appartiennent aux arbres plutôt allogames.

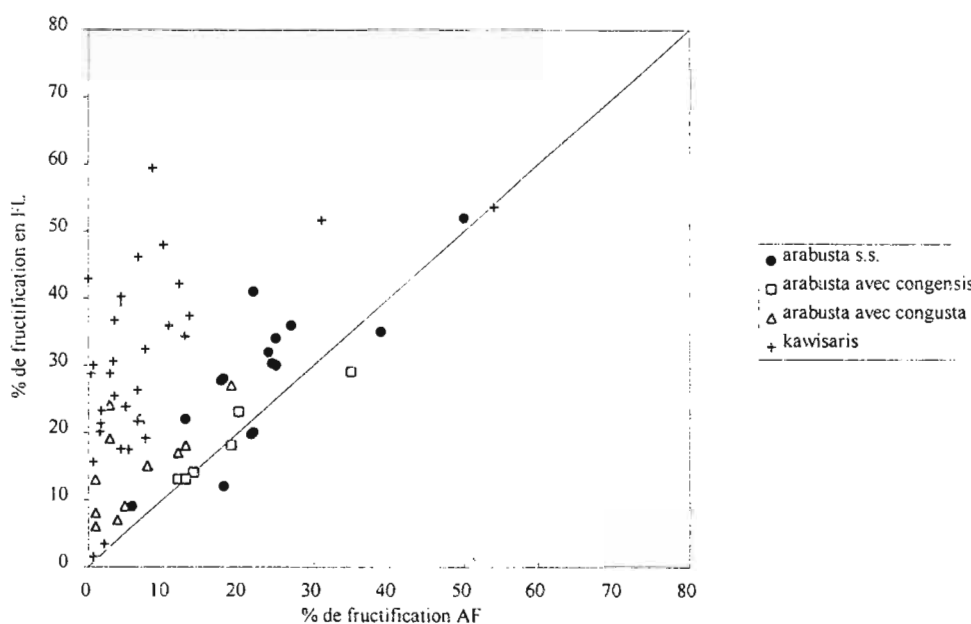


Figure 25 : Comparaison des pourcentage de fructification en fécondation libre (FL) et en autofécondation (AF).

Pour leur mode de reproduction les hybrides se classent comme suit :

- les arabusta *s. s.* et ceux faits par *C. congensis* sont à autogamie préférentielle ;
- les kawisaris sont principalement allogames, sauf 2 pieds/34 qui ont montré de l'autogamie préférentielle ;

- les arabusta *l. s.* 3 voies avec congusta sont en quantité équivalente à autogamie préférentielle ou allogames.

Les coefficients de détermination (r^2) entre les pourcentages de nouaison obtenus en AF, FL et AL sont représentées dans le tableau 64. Chez les hybrides à autogamie préférentielle, les taux de nouaison en FL se prévoient à 92 % des résultats de l'AF pour les arabusta *l. s.* avec *C. congensis*, et à 66 % pour les arabusta *s. s.*. A l'inverse chez les kawisaris, la réussite en FL dépend à 90 % de l'allogamie. Les arabusta *l. s.* 3 voies faits avec congusta, à mode de reproduction moins fixé, sont intermédiaires avec des nouaisons en FL moins bien déterminées.

Tableau 64 : Coefficient de détermination (r^2) entre les % de nouaison en autofécondation (AF), en fécondation libre (FL) et en allogamie (AL) des arabusta *l. s.*. (pour les coefficients de corrélations r significatifs : $\alpha = 0,05$)

Types hybrides	AF-FL	AF-AL	AL-FL
arabusta <i>s. s.</i>	0,66	non significatif	non significatif
arabusta <i>l. s.</i> avec <i>C. congensis</i>	0,92	non significatif	non significatif
arabusta <i>l. s.</i> avec congusta	0,37	0,37	non significatif
hybrides kawisaris	non significatif	0,23	0,90

d. Interprétation-conclusion

Les arabusta *l. s.* n'expriment pas d'auto-incompatibilité pré-zygotique. L'auto-incompatibilité due au système d'incompatibilité gamétophytique des caféiers diploïdes ne s'exteriorise dans aucun arabusta *l. s.*. Les gènes d'auto-incompatibilité de nature gamétophytique apportés par les espèces diploïdes, et existant normalement dans les gamètes de nature hybride, ne s'expriment pas dans les hybrides avec *C. arabica*. Deux hypothèses peuvent expliquer l'autofertilité des arabusta *l. s.* : soit la dominance d'au moins un gène de compatibilité de *C. arabica*, soit l'effet important de la polyploïdie sur le mode de reproduction.

D'après Zeven (1980), l'auto-incompatibilité présente chez les diploïdes, est perdue ou atténuée chez les polyploïdes. D'une façon générale les polyploïdes issus d'ancêtres diploïdes

auto-incompatibles deviennent très souvent autofertiles. Cette transformation de l'incompatibilité pollinique de type gamétophytique par doublement chromosomique a été vérifiée chez les poiriers (Lewis et Modlibowkska, 1942) et les pommiers (Zhang *et al.*, 1988) où certaines variétés tétraploïdes manifestent de l'autocompatibilité contrairement à la plupart des variétés diploïdes qui sont autostériles. Le doublement chromosomique provoque des interactions spécifiques entre les deux allèles présents au niveau du grain de pollen, qu'il soit homogénéique ou hétérogénéique. Dans les espèces taxonomiques où les diploïdes sont auto-incompatibles, certaines variétés tétraploïdes présentent un taux élevé d'autocompatibilité. Pour Lewis (1980) les allèles hétéroalléliques S_1 et S_2 d'un gamète mâle agissent indépendamment, ou l'un d'eux devient complètement dominant sur l'autre, ou encore les allèles interagissent en compétition à tel point qu'ils ne reproduisent plus leurs propres caractéristiques phénotypiques d'incompatibilité, et peuvent alors croître sur un style de même génotype. Ainsi chez les dicotylédones, la plupart des genres possédant des séries polyploïdes, l'auto-incompatibilité est seulement confinée dans les espèces diploïdes. Il n'en est pas de même chez les monocotylédones où les autotétraploïdes peuvent être auto-incompatibles comme les formes diploïdes (Fearon *et al.*, 1984). Le contrôle de l'incompatibilité serait exercé par une paire de locus multialéliques chez le ray-grass autotétraploïde comme chez ses progéniteurs diploïdes (Ahloowalia, 1977). Ce même comportement a été aussi trouvé chez quelques espèces de dicotylédones : *Ranunculus acris* (Osterbye, 1977), *Beta vulgaris* (Larsen, 1977). En définitive, la non-transmission du caractère auto-incompatibilité des progéniteurs diploïdes aux polyploïdes n'est typique qu'aux dicotylédones possédant un système d'incompatibilité gamétophytique situé à un seul locus. Les caféiers possédant un locus S (Berthaud, 1980) seraient dans ce cas. Notamment les autotétraploïdes de *C. canephora* dont nous avons vérifié par fluorescence le passage des tubes polliniques dans le style après autopollinisations artificielles sous manchons d'isolement n'ont pas montré l'incompatibilité gamétophytique complète des diploïdes. Environ la moitié des grains de pollen est pollen-style compatible et l'autre moitié auto-incompatible. En effet les autotétraploïdes de génotype $S_1S_1S_2S_2$ produisent *a priori* un mélange de trois génotypes de grains de pollen : S_1S_2 ($\frac{1}{4}$), S_1S_1 ($\frac{1}{4}$) et S_2S_2 ($\frac{1}{4}$), dont seul l'hétérozygote est pollen-style compatible alors que les homozygotes sont incompatibles. Toutefois *in situ*, les autofécondations des mêmes individus n'ont jamais donné de graines. La première raison pourrait être l'expression tardive des allèles d'incompatibilité pré-zygotique après le passage

des tubes polliniques dans le style qui en définitive empêche la fécondation. La seconde raison serait un problème d'incompatibilité post-zygotique intraspécifique dû à la consanguinité. Cette situation est décrite chez le cacaoyer du groupe Forastero connu pour son autostérilité où l'autofécondation provoque la chute précoce des jeunes fruits ("wilt") et où les fécondations par un mélange auto-allopollen conduisent à une proportion variable de fèves plates (de 0 à 89 % suivant les clones) (Lanaud *et al.*, 1987). Un exemple similaire existe aussi chez la Composée *Espeletia schultzei* qui ne donne que des akènes vides en autofécondation alors que l'allopollinisation enregistre des degrés d'avortement variables des graines suivant les combinaisons. (Sobrevila, 1989).

L'autocompatibilité de l'espèce tétraploïde *C. arabica* peut avoir deux origines : soit qu'elle l'aurait hérité directement d'ancêtres diploïdes autofertiles, soit qu'elle aurait perdu l'auto-incompatibilité de ses progéniteurs diploïdes par la polyploïdie . Ces deux suppositions ont leur importance sur l'expression de l'autocompatibilité des arabusta (F1) faits avec des diploïdes incompatibles.

- 1- Dans le premier cas l'arabusta contient seulement les deux allèles S (formule hétérozygote S_1S_2 , ou homozygotes S_1S_1 ou S_2S_2) venant du diploïde ; les disjonctions méiotiques entre les deux allèles d'incompatibilité ferait apparaître les mêmes réactions d'incompatibilité au niveau des grains de pollen que chez le diploïde. Ce cas de figure ne s'applique pas chez les arabusta puisqu'ils sont pollen-style autocompatibles.
- 2- Dans le deuxième cas l'arabusta contient à la fois les deux allèles S du diploïde et un ou deux autres de *C. arabica*. Cette situation conforme à celle de la levée de l'auto-incompatibilité par la polyploïdisation explique parfaitement l'autocompatibilité des arabusta.
- 3- Un dernier cas s'envisage encore à partir du précédent si les allèles S du diploïde et S' de *C. arabica* sont hétérologues, situés par exemple à deux locus. Les disjonctions les plus probables entre les deux génomes C dans l'arabusta conduisent à quatre génotypes possibles de pollen : $S_1S'_1$, $S_1S'_2$, $S_2S'_1$, et $S_2S'_2$ qui sont pollen-style auto-incompatibles. A l'opposé de ce type de disjonction peuvent aussi se former en très petites quantité les formes parentales éventuelles S_1S_2 et $S'_1S'_2$ qui sont pollen-style autocompatibles. Le mélange de ces génotypes de pollen produits par un arabusta aurait pour conséquence de montrer une différence d'efficacité très nette entre l'auto et l'allopollen si les auto-incompatibles sont

majoritaires. Les tests comparatifs des autofécondations aux fécondations libres conduisent au rejet de l'hypothèse des allèles S hétérologues à deux locus.

En définitive, *C. arabica* renfermerait des allèles du même système d'incompatibilité gamétophytique placés au même locus que pour les espèces diploïdes. Ses progéniteurs diploïdes avaient donc toutes les chances d'être auto-incompatibles comme les diploïdes actuels. Etant donné que l'incompatibilité dans le genre *Coffea* a été acquise après l'apparition du genre, la première hybridation interspécifique à l'origine de *C. arabica* serait donc plus récente que l'apparition du système d'incompatibilité gamétophytique chez les caféiers, et non l'inverse.

Les différences de succès de la compatibilité post-zygotiques sont variables suivant les espèces diploïdes impliquées dans l'arabusta *l. s.*. Les arabusta *l. s.* avec *C. canephora* et avec *C. congensis* ne semblent pas affectés par ce problème quelle que soit la nature du pollen qui féconde, à l'inverse des kawisaris. Ces derniers, qu'ils soient issus de *C. liberica* ou de *C. dewevrei*, présentent un comportement autostérile typique tel qu'il avait été signalé par Krug (1950) sur le No 387 au Brésil. Nous avons montré que l'incompatibilité post-zygotique n'est pas propre à l'autofécondation, mais à tous les croisements consanguins entre kawisaris qui ont un géniteur tétraploïdisé commun. Nous pouvons rapprocher ce comportement à de l'avortement de graine provoqué par de la consanguinité. Donc à l'inverse de l'arabusta *s. s.* ou d'arabusta avec *C. congensis*, il est indéniable que les gènes d'auto-incompatibilité post-zygotiques apportés par *C. liberica* ou *C. dewevrei* sont dominants dans les kawisaris. Par ailleurs il s'agit bien d'auto-incompatibilité post-zygotique, et pas de dépression hybride puisqu'en changeant le pollen, l'effet auto-incompatibilité est supprimé.

2. L'intercompatibilité des hybrides

a. Les croisements "4 voies" : arabusta *s. s.* x arabusta *s. s.*

Les croisements 4 voies constituent la première génération de descendances contrôlées entre des hybrides interspécifiques F1 pris 2 à 2, ayant des parents différents pour chacune des deux espèces comme nous l'écrivons ci-après :

$$\left[\begin{array}{l} \text{arabusta s. s. A'C'} \\ C. arabica \times C. canephora 4x \\ \text{clone A'} \quad \text{clone C'} \\ \text{g\u00e9nome A}_1\text{A}_2 \quad \text{(g\u00e9nome CC)} \end{array} \right] \times \left[\begin{array}{l} \text{arabusta s. s. A''C''} \\ C. arabica \times C. canephora 4x \\ \text{clone A''} \quad \text{clone C''} \\ \text{(g\u00e9nome A}_1\text{A}_2) \quad \text{(g\u00e9nome CC)} \end{array} \right] \Rightarrow \begin{array}{l} \text{descendances} \\ \text{"arabusta 4 voies"} \\ \text{A'A''C'C''} \end{array}$$

Dans ces structures, on recherche l'h\u00e9t\u00e9rozygotie maximale et l'absence de consanguinit\u00e9. Leur obtention ne devrait pas \u00eatre influenc\u00e9e par le syst\u00e8me d'incompatibilit\u00e9 gam\u00e9tophytique li\u00e9 \u00e0 *C. canephora*, comme ce pourrait \u00eatre le cas dans les AF.

Ce type de croisement n\u00e9cessite la castration des fleurs pour \u00e9viter l'autof\u00e9condation.

En 1981, nous avons projet\u00e9 d'obtenir par cette deuxi\u00e8me g\u00e9n\u00e9ration d'hybrides arabusta plus d'un millier de descendants "arabusta s. s. 4 voies" \u00e0 mettre au champ pour commencer rapidement les observations et un premier cycle de s\u00e9lection. Face aux nouaisons tr\u00e8s faibles des F1, et au mauvais coefficient de remplissage de leurs fruits, il aurait fallu castrer un tr\u00e8s grand nombre de fleurs (de l'ordre de 100000 fleurs avec un taux de fructification soit de 10 %, et un taux de s\u00e9lection de 10 % en p\u00e9pini\u00e8re). Face \u00e0 cette situation, nous avons entrepris d'effectuer une estimation de l'efficacit\u00e9 de nos hybridations manuelles \u00e0 partir d'un \u00e9chantillonnage de 27 croisements 4 voies \u00e0 comparer aux FL et aux backcross BC faits par du pollen *C. arabica* des m\u00eames arbres (tableau 65).

Tableau 65 : Mise en \u00e9vidence de la faible efficacit\u00e9 des hybridations manuelles pour l'obtention d'arabusta s. s. "4 voies" : arabusta x arabusta

nature de l'hybridation	croisements contr\u00f4l\u00e9s	nombre de fleurs	fructification (%)	r\u00e9ussite en graines (%)	graines pour 100 fruits
arabusta x arabusta	27	2450	7,8	6,2	79
FL d'arabusta	14	1470	15	13,9	92
BC (pollen <i>C. arabica</i>)	42	7130	25	31	122

Il y a environ 2 fois moins de r\u00e9ussite en pourcentage dans les croisements manuels inter-arabusta s. s. par rapport aux r\u00e9sultats des FL, qui sont eux-m\u00eames moiti\u00e9 des BC. Nous nous sommes demand\u00e9 si la castration manuelle avait ab\u00edm\u00e9 50 % des fleurs, \u00e0 condition que

le pollen manipulé pour les croisements contrôlés soit aussi efficace que l'allopollen en condition naturelle.

Cette hypothèse est à écarter, puisque dans les mêmes conditions, les fleurs castrées pour réaliser les BC enregistrent les meilleures réussites : 3 fois plus de fruits et 5 fois plus de graines que dans les croisements artificiels d'arabusta. Les rendements des pollinisations en BC sont aussi supérieurs aux réussites de la FL.

Le pollen de *C. arabica* atteste donc d'une efficacité en fécondation supérieure à celle du pollen arabusta *s. s.*. L'explication la plus plausible serait apportée par des différences de structure génétique des pollens (différence de garniture chromosomique) et se résume comme suit :

femelle recombinée x mâle à structure équilibrée → % élevé de zygotes viables ;

femelle recombinée x mâle à structure recombinée → % faible de zygotes viables.

L'arabusta *s. s.* ayant des méioses irrégulières (Grassias, 1980) produit une grande proportion de grains de pollen déséquilibrés du point de vue chromosomique. Ceux-ci sont peu performants dans les fécondations, ou conduiraient à des zygotes aneuploïdes avortant précocement. La proportion potentielle d'ovaires fonctionnels d'arabusta *s. s.* pouvant fructifier est estimée dans les backcross avec du pollen *C. arabica* (25 %). Les résultats de la FL devraient être similaires au BC s'il y avait eu assez de grains de pollen efficaces pour assurer la fécondation parmi les milliers de grains de pollen déposés sur chaque stigmate. Le taux de fructification en FL étant plus faible, nous devons admettre que le pollen arabusta *s. s.* est loin d'être aussi fonctionnel et performant que le pollen *C. arabica*.

Par ailleurs, les descendances contrôlées arabusta *s. s.* x arabusta *s. s.* et les descendances en fécondations libres des mêmes arabusta sont comparables et hétérogènes du point de vue végétatif. La proportion de pollen équilibré fonctionnel dans les fécondations est similaire dans ces deux types de pollinisation utilisant du pollen arabusta *s. s.*. En définitive, **les pollinisations manuelles avec du pollen d'arabusta *s. s.* paraissent 5 fois moins efficaces que celles faites avec du pollen *C. arabica* et 2 fois plus petites qu'avec le pollen frais des fécondations libres. Le pollen d'arabusta *s. s.*, très hétérogène de par la structure et la garniture chromosomique gamétique, aurait en réalité peu de grains**

fonctionnels. En outre, leur mauvaise efficacité naturelle serait accentuée par l'utilisation de pollen conservé - son vieillissement accéléré le rendant inapte aux fécondations. Tout se passe comme si les rares grains de pollen fonctionnels de l'arabusta *s. s.* mélangé à l'anthèse avec une grande masse de pollen non fécondant, deviendraient encore davantage dilués, avec moins d'énergie germinative par la suite pour des fécondations décalées dans le temps.

En conclusion, les croisements inter-arabusta *s. s.*, tant en FL qu'en croisement, n'utilisent pas au mieux les ovaires et ovules fonctionnels des hybrides. Les réussites des pollinisations sont limitées par la quantité et la qualité de gamètes mâles fonctionnels dans le pollen arabusta *s. s.*

Pour améliorer les résultats de fécondations contrôlées 4 voies nous préconisons :

- d'utiliser du pollen produit seulement dans les floraisons principales survenant après d'excellentes conditions physiologiques d'induction et de déclenchement ;
- d'effectuer les fécondations avec du pollen fraîchement recueilli le jour même de la floraison .
- de rechercher davantage la qualité de la pollinisation qu'une sur-pollinisation avec du pollen contenant de rares gamète fonctionnels.

b. Les croisements consanguins de kawisaris

Compte tenu de l'autostérilité des kawisaris, les résultats des fécondations contrôlées entre formes consanguines : croisements frère x soeur ou entre demi-frères ayant le même parent *C. liberica* tétraploïde, sont comparés à ceux des AF et FL (tableau 66). Sur les 11 arbres étudiés, les FL donnent plus de fruits et de graines que les autofécondations et les fécondations entre individus consanguins.

De nombreuses combinaisons dans ces croisements consanguins ainsi qu'une AF n'ont pas de nouaison, et par conséquent ne produisent pas de graines contrairement aux FL. Les croisements entre génotypes consanguins par le parent *C. liberica* ou *C. dewevrei* paraissent donc incompatibles au même titre que les AF chez les kawisaris.

A l'exception de quelques croisements avec la souche mâle 2 (20601), tous les croisements consanguins frère x soeur ou entre demi-frères ayant le même parent tétraploïde montrent de l'incompatibilité. Celle-ci est comparable à celle qui s'exprime dans les AF où nous avons émis l'hypothèse d'une mauvaise balance génétique entre gènes d'individus apparentés.

Tableau 66 : Résultats des croisements consanguins en graines/1000 fleurs, des autofécondations (AF), et des fécondations libres (FL) chez des hybrides kawisaris

♀ \ ♂	croisements "frère x soeur"			x "entre demi-frères"		AF	FL
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)		
11303	7		8	0	0	7	336
11313 (1)	AF (col. AF)	32		0	0	86	352
11314	67	71		0	129	113	304
20601 (2)	7	AF (col. AF)	0	11	4	74	417
20603	0	0	0	0	14	78	172
20604	0	246			67	109	230
30203	11	138			23	68	376
30204 (3)	0	0	AF (col. AF)		0	0	670
30205	26	172	29	0	4	52	112
30206	5	10		0	0	22	52
13204 (4)				AF (col. AF)	37	26	326

(5) est frère au génotype (4) 13204

c. Les croisements 4 voies des kawisaris

Le tableau 67 synthétise les résultats de fécondation des croisements 4 voies et autofécondations (AF) d'une grille diallèle entre 5 kawisaris issus de parents différents *C. arabica* et *C. liberica*, aux fécondations libres (FL) et à des backcross par du pollen *C. arabica* (BC). Les 2 premiers placés côte-à-côte, étaient éloignés d'une trentaine de mètres des 3 autres situés à quelques mètres de distance.

Tableau 67 : Résultats en graines/1000 fleurs de croisements 4 voies (4V), de backcross par du pollen *C. arabica* (BC), et de fécondations libres (FL) chez des hybrides kawisaris.

♀ \ ♂	4 V					BC	FL
	15053	15051	15054	15055	15052		
15053	61	0	379	17	411	123	0
15051	113	0	94	66	22	139	0
15054	97		71	245	40	618	328
15055	37		208	82	82	725	336
15052	74	20	39		4	162	227

Les FL des deux premiers hybrides kawisaris n'ont pas donné de fruit (15051) ou mal fructifié (15053), à l'inverse des trois autres. Cette situation peut s'expliquer par la condition de cette expérimentation sur parcelle isolée et déclenchement artificiel. Les trois arbres fructifères et groupés avaient suffisamment de fleurs libres *in situ* pour s'inter-polliniser. Pour le groupe de deux arbres non fructifères, la souche 15053 n'avait pas assez de fleurs pour assurer la pollinisation libre de son voisin le plus proche "15051". Ce dernier étant distant de 30 m du groupe des trois autres hybrides a eu une floraison isolée et a manifesté une auto-incompatibilité en fécondation libre. Par contre ces arbres ne sont pas stériles et ont produit à d'autres floraisons.

Les backcross des hybrides kawisaris faits avec du pollen de *C. arabica* ont donné de meilleurs résultats que les autres fécondations. Les résultats des BC reflètent le potentiel de fructification apportée par les ovules fonctionnels, comme dans les fécondations "4 voies" d'arabusta *s. s.*.

Les autofécondations présentées dans la diagonale de la grille diallèle sont moins efficaces que toutes les autres fécondations. Deux arbres sont autostériles, et trois sont partiellement autocompatibles.

Dans les croisements 4 voies, les résultats sont variables : 5 combinaisons ont des fructifications faibles ou nulles, les 12 combinaisons restantes ont donné des résultats de fructification égaux ou supérieurs aux AF.

En conclusion, dans les hybridations utilisant les kawisaris, on retrouve le même comportement général décrit avec l'arabusta s. s., sauf qu'il se rajoute un problème d'autostérilité de certaines souches. Le pollen des kawisaris est aussi moins fonctionnel que celui de *C. arabica*.

d. L'interfertilité entre arabusta s.s. et kawisaris

L'intercompatibilité entre les deux groupes d'hybrides interspécifiques arabusta l. s. : kawisari femelle x arabusta s. s., est comparée à la compatibilité intra-kawisaris au travers des AF et FL (tableau 68).

Tableau 68 : Comparaison des % de fructification des kawisaris en AF, en FL, et en pollinisation contrôlée par arabusta s. s.

génotypes kawisaris	AF	FL	x arabusta s.s.
15006	0	4,3	16,8
15014	0	7,2	9,7
15007	1,8	6,6	9,9
15050	2,2	2,5	16,3
15016	0	2,1	20,2
15018	0	6,0	17,2
15038	0,6	12,4	12,2
15042	2,5	16,5	16,9
15019	0,7	9,7	5,9
moyenne	0,9	7,5	13,9

Les faibles pourcentages de fructification des témoins FL indiquent que l'expérience s'est déroulée en conditions difficiles, pendant l'année sèche de 1987. Néanmoins, il apparaît très clairement qu'il n'y a pas d'incompatibilité entre les groupes interspécifiques hybrides : les résultats moyens de ces croisement inter-groupes sont presque toujours supérieurs aux FL sur les kawisaris qui ont montré un comportement normal d'autostérilité. Dans les hybridations interspécifiques au niveau diploïde entre *C. canephora* et *C. liberica*, Louarn (1992) a mis en évidence des barrières interspécifiques. Nous voyons qu'ici **au niveau des hybrides 4x**

arabusta l. s., il n'y aurait plus de barrière à l'hybridation. La seule barrière maintenue est régie par l'équilibre génétique au niveau des gamètes comme nous l'avons montré dans les croisements intra-groupe arabusta l. s.. **La présence du génome *C. arabica* atténue l'incompatibilité interspécifique des génomes de caféiers diploïdes dans les arabusta l. s..**

3. Influence de la nature du pollen

Les fécondations manuelles utilisent environ autant de fleurs à produire du pollen qu'il y a de fleurs à féconder. Dans ces conditions, le pollen amené en abondance recouvre entièrement les stigmates. Le facteur limitant de la réussite de nos pollinisations sur arabusta l. s. n'est certainement pas déterminé par la sous-pollinisation, mais d'une façon générale par la qualité du pollen.

a. La comparaison des FL, AF et BC par du pollen *C. arabica*

L'influence de la nature du pollen a été évalué par la réussite des fécondations sous divers modes de pollinisation : FL, AF et BC par du pollen *C. arabica*.

Cette expérience de fécondations contrôlées a été effectuée la même année sur des descendances F1 d'arabusta s. s., des hybrides kawisaris, et des hybrides avec *C. congensis*. Les résultats concernent les pourcentages de nouaison et de fructification, de graines normales pour 100 fleurs, et la viabilité des descendances en pépinière (tableau 69).

L'arabusta s. s. montre des taux de fructification variant de 19 à 25 % selon les modes de pollinisation. Par rapport à la FL, ces hybrides confirment d'une part leur autogamie avec des résultats équivalents en AF, et d'autre part une efficacité supérieure (davantage de fruits et de graines) du pollen *C. arabica*. L'apport de pollen de *C. arabica* modifie significativement les réussites de la fécondation. Cependant en considérant le remplissage des fruits en graines, la même proportion d'ovules fécondés initiaux dans les fruits récoltés évolue en graines indépendamment de la nature du pollen. **La sélection pollinique avantage les gamètes équilibrés dans la pollinisation de l'arabusta s. s qui fait augmenter principalement le taux de nouaison sans modifier la fertilité post-zygotique tardive.**

Tableau 69 : Comparaison des résultats moyens des fécondations libres (FL), autofécondations (AF), et des backcross par *C. arabica* mâle (BC) faits sur une floraison en 1981.

types de fécondation		nombre de combinaisons	nombre de fleurs	% de nouaison	fruits/ 100 fleurs	graines/ 100 fleurs	plantules viables
arabusta s. s.	FL	12	1478	20	19	20	+
	AF	12	1495	20	20	21	+
	BC	37	7010	30	25	31	+
kawisaris	FL	9	1532	43	33	20	+
	AF	9	1708	1	0,5	0,02	e
	BC	17	3392	72	39	35	+
arabusta avec	FL	3	1274	42	29	31	+
<i>C. congensis</i>	BC	2	173	45	38	35	+

La nature du pollen intervenant dans les fécondations chez les arabusta *l. s.* avec *C. congensis* (hybrides autofertiles) semble avoir la même influence que chez l'arabusta *s. s.*, à la différence que les FL semblent plus fertiles. **Ce résultat concernant les ovules et le pollen est cohérent avec ceux des méioses des hybrides avec *C. congensis* : elles sont plus équilibrées, et leurs gamètes mâles et femelles seraient plus performants que ceux de l'arabusta *s. s.***

Chez les kawisaris, l'influence de la nature du pollen est très nette. De par leur autostérilité qui a déjà été observée par Mendes (1950), les réussites de l'autopollen sont quasi nulles avec peu de nouaisons, de graines, et de plantes viables. Par contre les arbres sont loin d'être femelles stériles puisque le pollen *C. arabica* donne des réussites importantes à la nouaison (72 %) qui évoluera à la récolte en 39 fruits et 35 graines pour 100 fleurs. Ces résultats sont supérieurs à ceux de la FL. **La nature et la qualité du pollen influencent donc aussi les fructifications chez les hybrides kawisaris.**

b. Qualité des fécondations/fructifications sur les kawisaris

Comme nous venons de le voir, les kawisaris sont moins fertiles en FL qu'en BC, et le remplissage de leurs fruits est variable suivant la nature du pollen fécondant (plus de loges vides provoquées par l'auto-incompatibilité). La raison de modification du remplissage des

fruits selon le mode de reproduction a été recherchée dans l'altération ou la malformation des albumens des graines résultant de croisements consanguins "AF" ou "F x S" par rapport aux croisements réputés donner de meilleures nouaisons, tels que les croisements non consanguins (en 4V ou dans les FL) ou les rétrocroisements (BC) avec *C. arabica*. L'efficacité des types de pollen sur le développement des albumens est relatée dans les tableaux 70 et 71.

Le tableau 70 met en parallèle les résultats de croisements consanguins CC et FL pour les caractères de fertilité femelle vus sur les produits de la fécondation. L'analyse de la variance ne met pas en évidence d'effet type de pollen pour aucun de ces caractères. Le coefficient de remplissage moyen est comparable pour les deux types de fécondation, alors que les taux de fructification sont différents au départ (tableau 69 v. p. 205). **Les grains de pollen fécondants des croisements consanguins sont aussi efficaces pour la formation de l'albumen des grains que ceux de la FL.** La dégénérescence des jeunes zygotes interviendrait à un stade précoce de la fructification.

Tableau 70 : Comparaison des croisements consanguins (CC) aux fécondations libres (FL) d'hybrides kawisaris pour le remplissage en graines des fruits

génotypes	Nature	% de caracolis	% d'écailles	% de vides	graine/fruit
15073	FL	53	41	18	0,85
	CC	76	43	18	0,93
15074	FL	70	41	26	0,88
	CC	72	42	21	0,92
15066	FL	62	38	33	0,83
	CC	90	47	40	0,63
15076	FL	61	38	44	0,70
	CC	78	44	23	0,86
15077	FL	74	42	8	1,06
	CC	45	31	11	1,22
15079	FL	59	37	26	0,93
	CC	81	45	25	0,83
moyennes	FL	65,3	39,5	25,5	0,897
	CC	73,7	42,0	23,0	0,898

NS : non significatif au seuil $\alpha=0.05$

Le tableau 71 compare des croisements non consanguins (4V) à des BC pour les mêmes caractéristiques de fertilité femelle. L'analyse de la variance montre seulement des

effets pollen sur les paramètres de la fructification. Le pollen *C. arabica* assure des meilleures fécondations puisqu'il y a moins d'écaillés et de caracolis. Mais des phénomènes inexplicables vont donner davantage de loges vides dans les lots 4V. En définitive les remplissages des fruits seront identiques pour un génotype femelle donné.

Une très forte sélection pollinique pour les gamètes équilibrés à 22 chromosomes dans le pollen fécondant des hybrides tétraploïdes, et à un moindre degré *C. arabica* a été suggérée par Monaco et Carvalho (1975); il est possible que la meilleure qualité du pollen de *C. arabica* amène la fécondation d'une quantité supplémentaire d'ovules recombinaisonnels et/ou aneuploïdes, qui donneront des zygotes qui ne pourront se développer ensuite à cause des déséquilibres génétiques apportés par les ovules (plus grande stérilité zygotique). **Ce cas suggère la prédominance de facteurs présents dans les gamètes femelles, qui par effet de dosage génomique sont déterminants pour le développement des albumens formés.**

Tableau 71 : Comparaison des croisements 4 voies (4V) aux backcross avec du pollen *C. arabica* (BC) pour le remplissage en graines des fruits

génotypes	Nature	% de caracolis	% d'écaillés	% de vides	graine/fruit
15053	BC	47	32	4	1,30
	4V	49	33	23	1,03
15051	BC	49	33	53	0,63
	4V	65	35	46	0,66
15054	BC	39	28	32	0,98
	4V	71	41	31	0,80
15055	BC	53	35	50	0,59
	4V	70	41	28	0,85
15052	BC	52	34	61	0,52
	4V	71	42	41	0,68
moyennes	BC	48,0 *	32,4 *	40,0 *	0,804 NS
	4V	65,2	44,4	33,8	0,804

NS : non significatif ($\alpha=0,05$) ; * : significatif ($\alpha=0,05$)

En conclusion :

- des mauvais remplissages ont lieu indépendamment de la nature du pollen ;
- les fécondations seraient préférentiellement assurées par les grains de pollen équilibrés qui seraient plus compétitifs ;
- le coefficient de remplissage semble bien être une caractéristique liée aux gamètes femelles des kawisaris ;
- en condition d'allopollinisation, la sélection pollinique joue en faveur des pollens non consanguins.

Ce type de réaction d'incompatibilité post-zygotique est également connu chez les hybrides triploïdes entre *C. arabica* et *C. canephora* ou entre *C. arabica* et *C. liberica*. Il aurait pour origine génétique l'aneuploïdie des gamètes femelles consécutive aux appariements déséquilibrés chez les hybrides interspécifiques. Ceux-ci seraient moins contre-sélectionnés dans la phase post-zygotique que leurs homologues mâles à la pollinisation puis à la fécondation (sélection gamétique).

Nous avons montré que les réussites des nouaisons en FL sont équivalentes à celles en AF chez l'arabusta *s. s.*, tandis qu'à l'inverse le niveau des fructifications des kawisaris en FL dépend à 90 % de la xénogamie. **Les résultats ne s'opposent pas à l'idée de l'autogamie préférentielle chez l'arabusta *s. s.*, à l'opposé des kawisaris qui de par leur autostérilité sont contraints à un mode de reproduction principalement allogame.**

La nature du pollen fécondant (AF, FL, BC) influence les taux de fructification des kawisaris mais pas ceux de l'arabusta *s. s.* Par ailleurs, sa qualité est sans action sur les taux de remplissage en graines des fruits. Pour améliorer la fertilité femelle, il y a intérêt à favoriser les fécondations par du pollen bien équilibré et si possible non consanguin surtout chez les kawisaris, tout en sachant que le taux de loges vides ne sera pas modifié.

c. Discussion-conclusion pour l'amélioration

La stérilité gamétique provoque des pertes de productivité quand les hybrides se reproduisent entre eux (voir chapitre IV). La faible proportion de grains de pollen équilibrés associée à sa fragilité provoque des sous-pollinisations, alors que les grandes fréquences

d'ovules déficients réduisent la production par une perte importante de graines à la suite des avortements précoces des produits de la double fécondation (majorité de zygotes aneuploïdes).

En perspective d'amélioration, l'impact des gamètes mâles et femelles en rétrocroisement est différent.

- 1 - **L'utilisation du pollen arabusta *l. s.* est nettement plus efficace pour les rétrocroisements contrôlés avec *C. arabica*.** Ce procédé qui conserve à *C. arabica* son propre cytoplasme d'origine, peut s'appliquer aux programmes d'amélioration de *C. arabica* pour l'altitude. Par contre le pollen hybride trop ressemblant à celui de l'*arabica* en nombre de chromosomes serait inutilisable pour des rétrocroisements sur les *Coffea* diploïdes femelles à cause du niveau de ploïdie inférieur de ces dernières.
- 2 - **Les géniteurs femelles arabusta *l. s.* produisent des descendance hétérogènes en majorité aneuploïdes dont la stérilité sera maintenue quel que soit le pollen parental.** La restauration de la fertilité nécessite d'observer des effectifs très importants pendant plusieurs générations entre eux (G2, G3...Gn) ou en rétrocroisement avec *C. arabica* (R1, R2,...Rn) de sélectionner des individus équilibrés. Cependant à la différence des rétrocroisements précédents, les hybrides auront une importance dans le contrôle du flux de gènes cytoplasmiques dans les individus rétrocroisés. **Dans ces rétrocroisements contrôlés, si l'on s'arrange pour que les géniteurs femelles arabusta F1 renferment du cytoplasme de *Coffea* diploïde, il est alors possible d'obtenir des formes rétrocroisées de type *arabica* sur cytoplasme de caféier diploïde.** La création de ces formes à cytoplasme de diploïde est importante pour l'adaptation de *C. arabica* à la basse altitude. En effet, en se basant sur le comportement des hybrides obtenus dans le sens des croisements, le cytoplasme de diploïde semble un facteur important de meilleure adaptation à la culture en basse altitude de l'*arabusta s. s.* (Grassias, 1980 ; Yapo, 1987 ; Charmetant *et al.*, 1991). Par ailleurs pour améliorer la qualité des diploïdes cultivés (*ex. C. canephora*), les F1 d'*arabusta s. s.* seraient aussi d'application intéressante et d'exécution facile pour introgresser dans une espèce diploïde des caractères de *C. arabica*. A la différence des triploïdes presque stériles, la fertilité mâle et femelle des *arabusta*, ou de ses descendance, autorise des croisements contrôlés à taux de réussite non négligeables dans les deux sens de croisement entre *C. arabica* et le groupe des diploïdes.

CHAPITRE VI

LES CARACTERES AGRONOMIQUES ET TECHNOLOGIQUES

A. LA PRODUCTION

B. LES CARACTERISTIQUES TECHNOLOGIQUES

C. LES COMPORTEMENTS DE GREFFE

A. LA PRODUCTION

1. Les facteurs de la productivité de l'arabusta s. s.

L'étude a porté sur différentes récoltes individuelles de 154 arabusta ainsi que différents caractères liés avec la production tels la vigueur, la fertilité, et des critères technologiques.

Les données de production ont été transformées en racine carrée pour mieux respecter la normalité. Les analyses de la variance montrent des effets descendances très hautement significatifs pour les productions et les caractères quantitatifs qui leurs sont corrélés (vigueur, et poids de 100 grains). Les variations intracroisements des productions sont beaucoup plus grandes qu'avec les autres caractères quantitatifs du type végétatif (de 12 à 17 %) (tableau 72).

Tableau 72 : Variations intracroisements des caractères (en %) dans 154 arabusta s. s. issus de 10 combinaisons

	sur les données brutes	après transformation $\sqrt{\quad}$
- les récoltes en 1979 (R1)	85	52
- les récoltes en 1980 (R2)	101	65
- les récoltes en 1981 (R3)	133	64
- cumul des 3 récoltes (RT)	75	43
- la hauteur :	17	
- le diamètre du tronc :	16	
- le poids de 100 grains :	12	

Les variations intracroisements augmentent avec la production moyenne (de R1 à R3) des arbres en prenant les données brutes (variation de 85 à 133 %) et la transformation racine carrée a eu pour effet de réduire de près de moitié les variations, et de les rendre plus homogènes (variations comprises de 43 à 65 %.). Le cumul de récoltes (appelé RT) de plusieurs années sont toujours plus homogènes que les productions individuelles annuelles

Les variations des descendances arabusta sont comparés à ceux de deux génotypes arabusta clonés : le clone 1313 et le clone 1333, situés dans deux blocs différents (tableau 73).

Tableau 73 : Comparaison des coefficients de variation (CV en %) de la $\sqrt{\text{production}}$ des descendances arabusta aux témoins sélectionnés : clones 1313 et 1333.

matériel		R1 (1979)	R2 (1980)	R3 (1981)	RT (cumul)
bloc 1	clone 1313	40	43	32	23
	descendances	34	37	53	23
bloc 2	clone 1333	38	25	50	29
	descendances	53	42	42	35

Globalement, les variations sont très fortes entre individus d'un même clone et de même importance que dans les descendances de croisement. Il y a un effet prépondérant du milieu sur la variation de la production par rapport aux effets génétiques.

 Tableau 74 : Analyse de la variance à 3 critères : bloc, année, croisement (données transformées : $\sqrt{\text{récolte}}$)

sources de variation	ddl	CM	F	signification	Variances	
					calculées	en %
bloc (B)	1	1566	4,2	*	10,7	0,5
année (A)	2	22089	59,2	***	766,7	39,0
croisement (C)	6	1753	4,7	***	57,5	2,9
B x A x C	12	1103	3,0	***	182,5	9,3
B x A	2	9155	24,5	***	575,2	29,3
B x C	6	668	1,8	NS		
A x C	12	621	1,7	NS		
résiduelle	126	373			373,1	19,0
totale	167					

* : significatif ($\alpha=0,05$) ; *** : très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; NS : non significatif ($\alpha=0,05$)

L'analyse de la variance a été effectuée sur 168 arbres issus de 7 croisements implantés dans 2 blocs, à raison de 12 pieds/bloc/croisement (tableau 74). Le modèle d'analyse à 3 critères dont deux fixes (bloc et année) et un aléatoire (croisement) fait apparaître des effets très hautement significatifs pour les facteurs année, croisement, ainsi que les interactions double : bloc x année, et triple : bloc x année x croisement. L'effet du facteur bloc est seulement significatif au seuil de 95 %. L'effet année est prépondérant, avec 39 % de la variation totale. **L'effet croisement n'intervient que pour 2,9 %**, ce qui est faible. Mais

l'interaction triple : bloc x année x croisement, atteint 9,3 %. Les **effets génétiques ont peu d'influence sur la production par rapport aux effets du milieu et de la résiduelle** qui intervient pour 19 %.

Comme l'effet année est très important, l'analyse de la variance a été faite sur les récoltes annuelle (tableau 75).

Tableau 75 : Degré de signification des effets sur les récoltes.

sources de variation	R1	R2	R3	RT
effet croisement	***	NS	*	***
effet bloc	***	***	*	NS
effet croisement x bloc	**	*	*	NS
variation intracroisement (%)	28,1	34,8	40,4	45,8

* : très hautement significatif ($\alpha=0,05$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0,01$) ;

*** : très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; NS : non significatif ($\alpha=0,001$)

La signification des effets change suivant les récoltes annuelles et confirme les résultats de l'analyse précédente. L'effet bloc et l'interaction bloc x croisement se trouvent atténués par rapport aux effets génétiques (28 à 40 %). Le cumul des récoltes (RT) renforce les effets significatifs des croisements sur toutes les récoltes par rapport aux effets du milieu. Donc en sélection d'arabusta *s. s.*, les récoltes annuelles ne peuvent être prises en considération alors que le cumul est un critère idéal d'estimation de la productivité.

Les corrélations (tableau 76) entre les 3 premières récoltes font apparaître la liaison entre les deux premières récoltes exprimant la précocité de production, alors que la troisième récolte est indépendante. Donc les individus producteurs d'une année ne le seront pas forcément chaque année, sans alternance nette. En revanche, **le cumul des 3 récoltes (RT)** très fortement corrélé avec les 3 premières récoltes **expliquerait le mieux le potentiel génétiques de production**. Ce caractère sera utilisé de préférence dans la suite de cette étude.

Tableau 76 : Les corrélations entre les récoltes d'arabusta s. s.

récoltes	R1	R2	R3
RT	0,57 *	0,71 *	0,69 *
R3	0,18 NS	-0,02 NS	
R2	0,48 *		

* : significatives ($\alpha=0,05$) ; NS : non significatives ($\alpha=0,05$)

2. Evaluation de la production des arabusta s. s.

a. Le niveau des productions

Une évaluation des niveaux de production de l'arabusta s. s. en kg de cerises par arbre et par an, et de l'incidence de la sélection clonale sur ces niveaux est donnée dans le tableau 77.

Tableau 77 : Niveau moyen de productivité de l'arabusta s. s. (kg de cerises/pied/an)

arabusta s. s.	moyenne annuelle*	coefficient de variation
descendances non sélectionnées	2,5	0 à 20 %
sélectionnés (10 meilleurs clones)	4,2 à 6,7	0 à 20 %

* : moyenne calculée sur 3 récoltes pour les descendances, et sur 10 ans pour les clones

Les variations annuelles ont été confirmées sur les observations de plus de 6000 hybrides plantés au champ de 1982 à 1984 (figure 24). Les 3 essais d'âges différents montrent **l'irrégularité des productions des arabusta face aux conditions de milieu** (sécheresse) **quel que soit leur âge**. Ce sont surtout les trop faibles pluviométries de la grande saison sèche de 1985/86 et de 1987/88 qui ont provoqué un abaissement des productions de 1986 et 1988. Celles-ci alternent avec les années impaires de récoltes (1985, 1987 et 1989) qui avaient enregistré des pluviométries plus favorables. Dans tous les cas **les moyennes du témoin sont à peu près régulièrement deux fois supérieures à celles des descendances**. En conséquence il paraît opportun d'évaluer les niveaux de production en données relatives par rapport au témoin.

CARACTERES AGRONOMIQUES ET TECHNOLOGIQUES

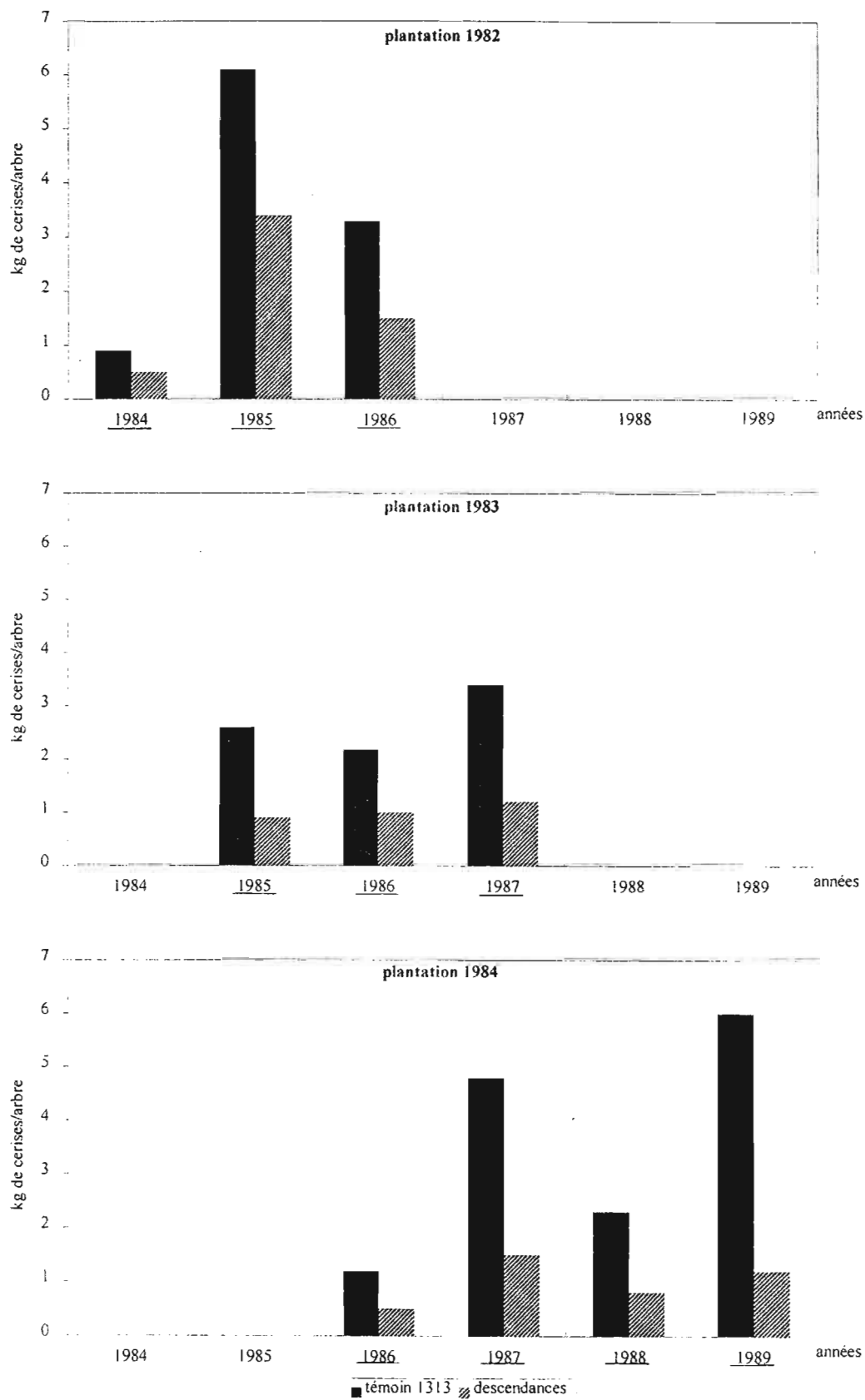


Figure 24 : Comparaison des descendances arabusta s. s. au témoin 1313 pour les productions annuelles moyennes/arbre dans les essais plantés de 1982 à 1984.

b. La comparaison avec *C. canephora*

Trois cent quarante huit arabusta des descendance ont été comparés à 390 plants de *C. canephora* (figure 25) provenant dans les deux cas de descendance de croisement contrôlés. Le matériel d'âge identique, créé en 1979 et planté au champ sous les mêmes conditions de culture dans des parcelles voisines à Divo, a été examiné pour le cumul de deux lères années de récoltes individuelles (en 1980 et 1981).

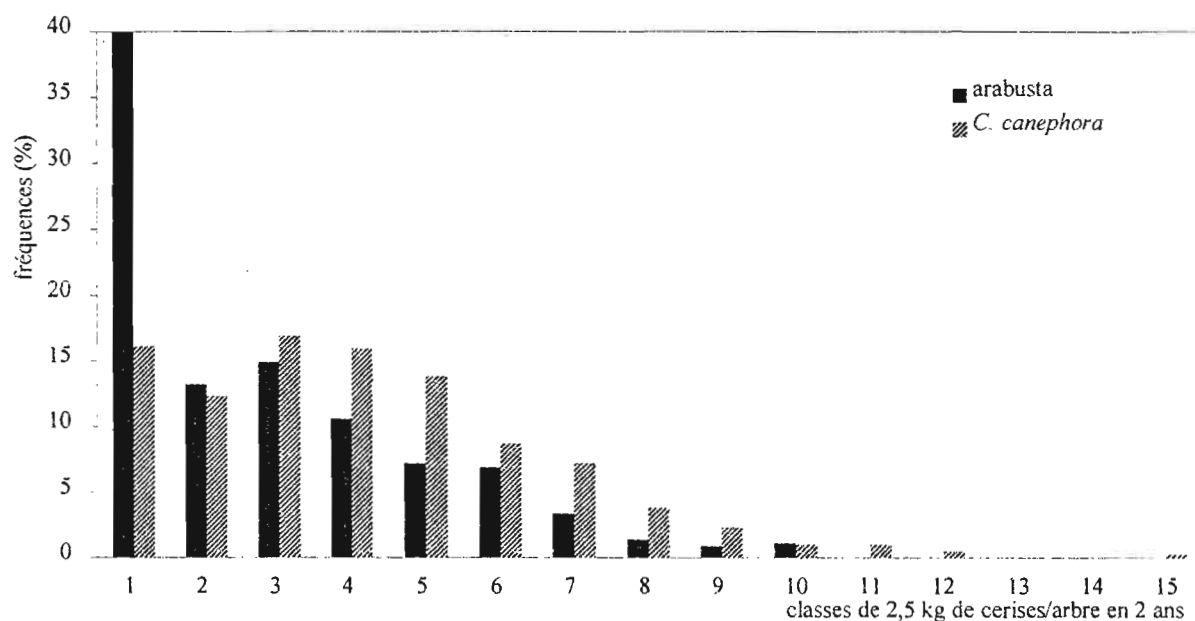


Figure 25 : Comparaison des productions par arbre en 2 ans des descendance arabusta et *C. canephora*

Les histogrammes de fréquences des deux types de matériel ont la même allure générale. Ces deux premières années de récolte amènent plusieurs remarques :

- 40 % des arabusta forment la classe des plus faibles productions, contre seulement 16 % chez les *C. canephora* ;
- la population arabusta est moins productive que celle des *C. canephora* ;
- les classes à haute production nettement en faveur de *C. canephora* prouvent **l'impossibilité d'isoler des génotypes arabusta aussi producteurs que des robusta avec la même pression de sélection.**

Les productions moyennes des 24 clones témoins dans cet essai ont été supérieures à la moyenne de descendance arabusta. La sélection des hybrides est donc efficace. Ces témoins montrent encore des différences de production, variant du simple au double avec 3,5 kg de cerises/arbre/an pour le clone 1313 et 7 kg pur le clone 1333.

Les moyennes des deux premières années de productions/arbre/an ont été respectivement de 2,8 kg à l'arabusta et de 4,4 kg au *C. canephora*. En se rapportant aux coefficients moyens de transformation de 1/8ème à l'arabusta et de 1/6ème au robusta, les productions moyennes en café marchand sont de 0,350 kg de café marchand/an/arbre à l'arabusta contre le double au *C. canephora*. **L'arabusta s. s. est donc deux fois moins productif que le *C. canephora* en début de production.**

c. Les potentialités de la sélection

Les 3 récoltes individuelles cumulées de 2300 arabusta *l. s.* plantés en 1983 (Charmetant *et al.*, 1991) sont rapportées dans la figure 26.

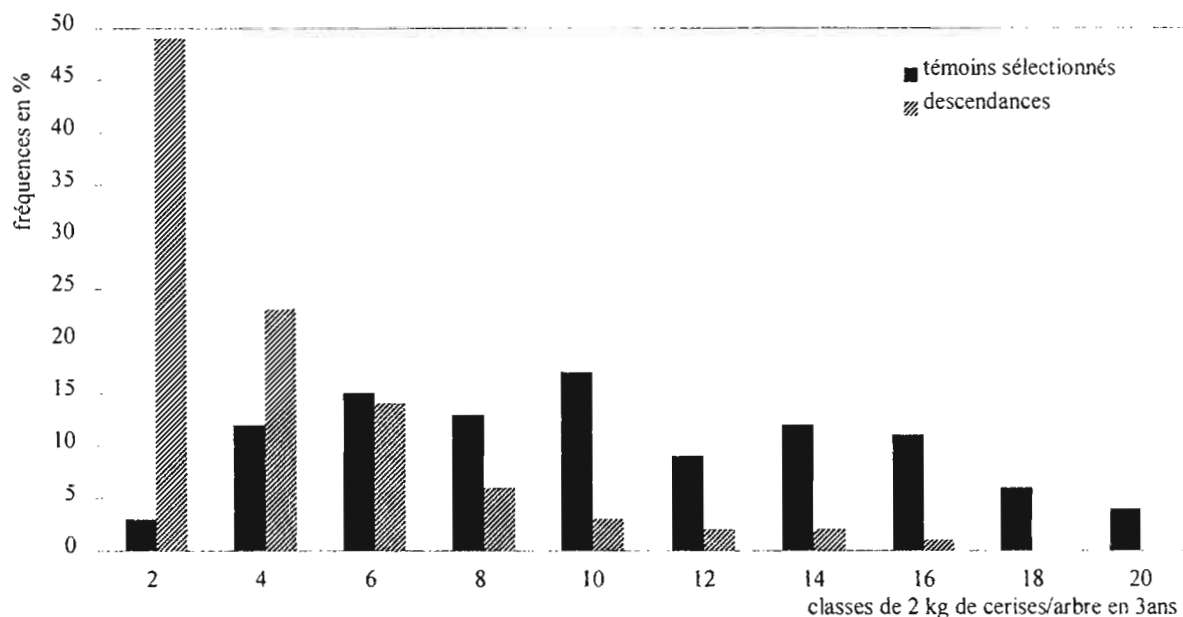


Figure 26 : Comparaison des productions moyennes de cerises par arbre en 3 ans du témoin arabusta sélectionné 1313 et des descendance

Les distributions comparent la variation intraclonale de 72 caféiers du témoin 1313 aux valeurs individuelles d'arabusta. La distribution du témoin a une allure gaussienne alors

que la distribution des valeurs individuelles est de type Poisson. La moyenne du témoin n'est pas significativement différente de la moyenne des descendances, d'où la grande difficulté de sélectionner de nouveaux arabusta supérieurs au témoin créé et isolé dans les tous premiers arabusta par Capot (1972). Ce handicap de recherche d'arabusta productif, par la création de F1 4x suivie de sélection classique, incite de recourir à une autre voie d'amélioration.

L'efficacité de la sélection a permis de trier des arabusta dont la productivité moyenne en station est voisine de celle de descendances *C. canephora* non sélectionnées : de 700 à 1100 kg/ha/an de café marchand, en appliquant le coefficient de transformation de 1/8. Ce niveau peut être qualifié d'agronomique pour des caféiers, et justifie l'intérêt aux ces hybrides arabusta par Capot (1972) et Duceau (1980). Les variations annuelles sont aussi importantes quel que soit le degré de sélection.

3. Analyse multivariée des caractères de la production de développement végétatif et de fertilité

Une ACP a été réalisée sur un échantillonnage de 56 pieds pris au hasard parmi les 168 arabusta s. s. étudiés précédemment (tableau 76 v. p. 219), à raison de 4 pieds/ bloc/ croisement. Le tableau 78 récapitule les différentes informations recueillies à partir des caractères de production, de vigueur, et de fertilité femelle.

L'axe 1 de l'ACP explique le mieux la productivité avec 31 % de la variation totale. L'analyse de la variance sur les axes montre des effets bloc et croisement très hautement significatifs. Par la comparaison des carrés moyens dans l'analyse de la variance, **l'effet bloc est 13 fois plus grand que l'effet croisement**. Sur cet axe, la production est associée à la vigueur des arbres, à la fertilité gamétique estimée par la nouaison et les coefficients p_1 de De Reffye (1974), à la taille des fruits, et à la catégorie des fruits à deux loges pleines (PP), mais s'oppose aux catégories de cerises ayant des loges vides (PV, VE, VV).

L'axe 2 exprimant 18,5 % de la variation discrimine les fruits ayant eu un avortement zygotique (loges vides) aux caracoli associés à une écaille (PE). Il n'existe pas d'effet bloc et combinaison. Donc la part fertilité représentée par cet axe est homogène pour l'ensemble des hybrides interspécifiques.

CARACTERES AGRONOMIQUES ET TECHNOLOGIQUES

L'axe 3 n'intéresse aucun caractère de la fertilité et de la production, mais la taille des fruits et des grains.

L'axe 4 exprime 9,7 % de la variation totale. Sur cet axe, la production et la vigueur sont associées à l'équilibre végétatif des arbres. L'analyse de la variance sur les nouvelles variables montre un effet croisement très hautement significatif, et pas d'effet bloc.

Tableau 78 : Caractéristiques des axes d'une ACP réalisée sur 56 arabusta s. s., et analyse de la variance des effets sur les facteurs principaux.

contributions des axes (en %)		axe 1 (31,02)	axe 2 (18,53)	axe 3 (9,83)	axe 4 (9,70)
analyse de la variance	bloc (B)	***	NS	NS	NS
	croisement (C)	***	NS	NS	*
	B x C	NS	NS	***	NS
contribution des caractères					
récolte (cumul de 3récoltes)		++			++
hauteur (la plus grande tige)		+++			++
diamètre (au collet)		++			++
verse (note quantitative)					++
nouaison (en taux)		+++			
fruit (poids de 100 fruits)		++		+++	
graine (poids de 100 graines)			++	+++	
catégories de cerises	PP	++++			
	PE		++++		
	PV		+++		
	VE	+++	++		
	VV				
description des axes d'après les contributions des caractères		liaison de la production avec la vigueur et la fertilité générale.	axe des stérilités zygotique et gamétique.	axe de la grosseur des fruits et des graines.	équilibre du développement végétatif avec la production
		cerises PP opposées aux cerises à loges vides	opposition des cerises PE et PV	taille des fruits associée aux cerises PE	

*** : très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; NS : non significatif ($\alpha=0,05$).

Ces résultats, présentés au Colloque de l'ASIC à Lomé au Togo (Le Pierrès et Charmetant, 1985), sont illustrés par les projections sur les axes 1-2 et 1-4 de la figure 27.

IL ressort de cette analyse que la production de cerises fraîches :

- **est fortement liée avec la vigueur et à l'équilibre végétatif ;**
- **présente une liaison directe avec la fertilité générale exprimée positivement par les cerises à 2 loges pleines (PP) et négativement aux cerises à loges vides ;**
- **n'a pas de lien (ou très peu) avec la catégorie des cerises à 1 grain caracoli (PE).**

La régression multiple avec sélection régressive des variables de la fertilité utilisées dans l'analyse précédente montre que 11 % de la variation de la production sont expliqués par la fertilité gamétique (P1 en 1980). **Tous les facteurs de la fertilité en fruits n'expliquent pas plus de 15 % de la variation totale de production.** Leur degré d'efficacité se classe comme suit : taux de nouaison, PP, VV, PV, VE, et PE.. 85 % de la variation observée sont donc expliqués par d'autres facteurs que les variables citées.

En conclusion, la productivité est presque aussi variable entre clones qu'entre descendances. Elle dépend de facteurs génétiques mais surtout du milieu. Les facteurs qui l'influencent directement sont la vigueur et la fertilité gamétique femelle. La productivité et la fertilité sont le mieux évaluées par les caractères de fructification exprimés tels le coefficient de remplissage et le taux de nouaison.

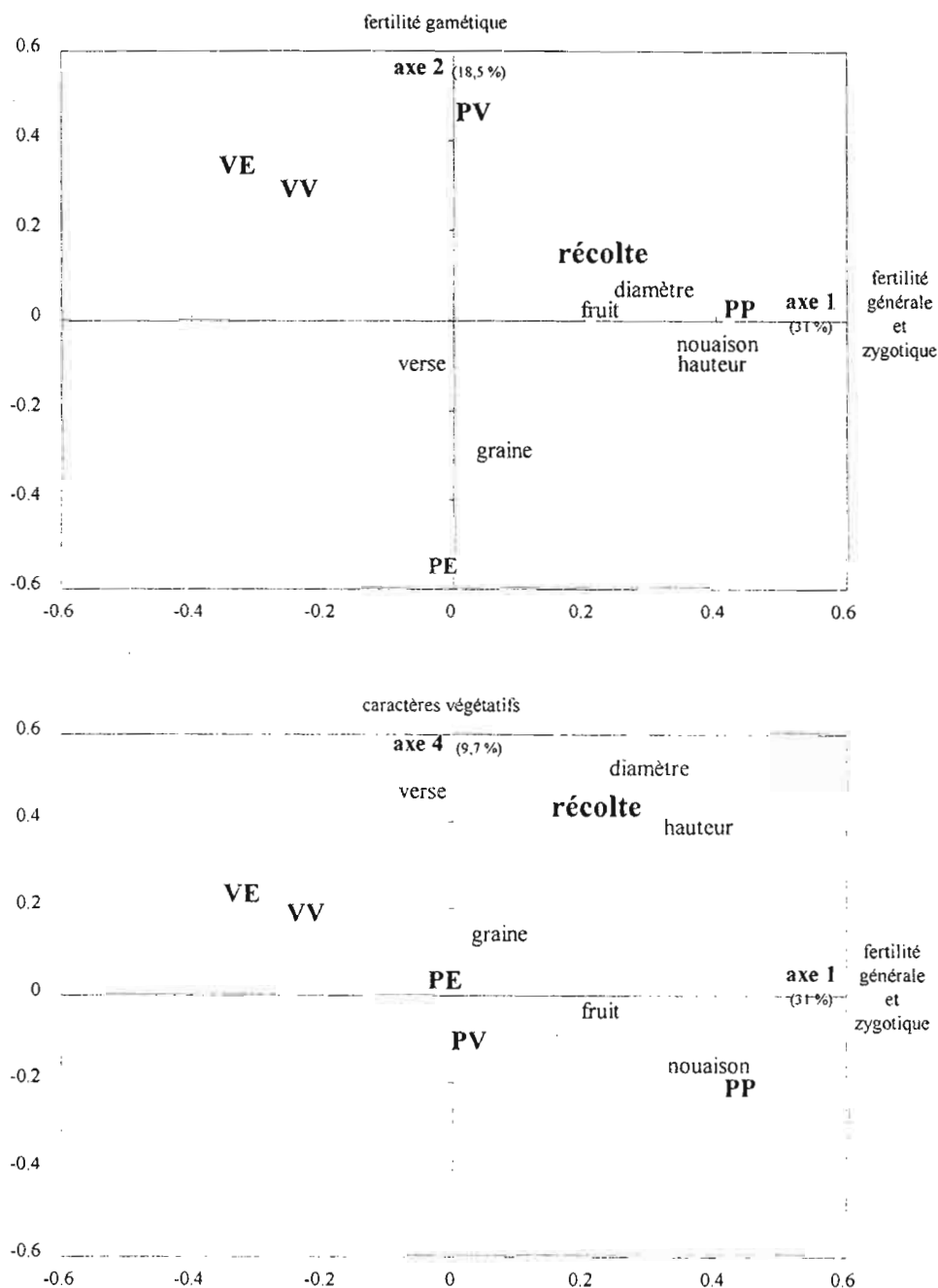


Figure 27 : Représentation graphique en ACP des liaisons de la production de l'arabusta s. s. avec les caractères végétatifs et de fertilité femelle suivant les projections dans les systèmes d'axes 1-2 (en haut) et 1-4 (en bas).

Par ailleurs, les études sur les hybrides kawisaris et les arabusta 3 voies avec congusta conduisent aux mêmes conclusions. En pratique, l'amélioration de la productivité des arabusta l. s. exige des sélections successives de génotypes équilibrés sur leur vigueur et par

mesure de la fertilité sur des échantillons de fruits ou sur des rendements technologiques (% de fèves non flottantes et rendement marchand).

La meilleure estimation de la productivité sera obtenue en multipliant les coefficients qualitatifs de la fertilité par le nombre estimé de fleurs sur l'arbre. Ceci peut être réalisé en donnant aux arbres des notes d'intensité de floraison qui dépend du volume de l'arbre et de la qualité de(s) la floraison(s).

4. Indépendance des effets de la viabilité pollinique sur la production

L'analyse des corrélations de la fertilité mâle avec la fertilité femelle en particulier, et plus communément avec la production, est intéressante pour choisir des caractères efficaces dans un programme d'amélioration des arabusta *l. s.*. Vingt arbres arabusta *s. s.* d'un champ (D12/2) et 30 individus kawisaris d'un autre (D13/5) ont été prélevés au hasard pour l'étude des relations de la viabilité pollinique avec les caractères végétatifs, de fertilité et de récolte (tableau 79).

L'étude basée sur ces caractères a été faite au moyen d'une AFC, suivie d'une classification hiérarchique, après un recodage des données quantitatives en variables qualitatives. Les distances entre caractères sont estimées par la distance euclidienne obtenue d'après les axes de l'AFC.

a. Les corrélations

D'une manière globale, la fertilité mâle vue au travers de la viabilité pollinique n'a pas de liaison avec la vigueur, la récolte et le remplissage des fruits qui est le caractère donnant l'approche la plus synthétique de la fertilité. D'après les corrélations du tableau 79, la viabilité pollinique n'est seulement corrélée qu'avec la catégorie de cerises "vide-écaille" chez l'arabusta *s. s.* et avec le taux de caracolis chez les hybrides kawisaris. Ces corrélations négatives montrent du moins une correspondance de la stérilité pollinique avec seulement certaines expressions de la stérilité femelle.

Tableau 79 : Les coefficients de corrélation (r) de la viabilité pollinique avec les caractères végétatifs, la fertilité, et la production des arabusta s. s. et des kawisaris

caractères	chez l'arabusta s. s.		chez les hybrides kawisaris		
	variables mesurées	r	variables mesurées	r	
vigueur	circonférence au collet	-0,14	noeuds sur plagiotropes	-0,05	
			diamètre au collet	0,02	
			taille des feuilles	0,24	
fertilité	Taux de nouaison	0,16			
	Taux de caracolis	-0,21	Taux de caracolis	-0,38 *	
	Taux d'écailles	-0,23	Taux de grains anormaux	0,23	
	Tx de loges vides	-0,30	Taux de grains desséchés		
	coef. de remplissage	0,40	coef. de remplissage	-0,26	
	catég. de cerises	PP	0,22	rend. en café marchand	-0,19
		PV	0,15		
PE		0,16			
VV		-0,12			
	VE	-0,54 *			
production	cumul des récoltes 1-2-3	-0,06	rameaux fruct. récolte 1	-0,01	
			poids de la 2ème récolte	-0,11	
			poids de 100 fruits	-0,22	
			poids de 100 grains	-0,14	

* : significatif ($\alpha=0,05$)

b. Les analyses factorielles

1) Chez l'arabusta s. s.

Dans l'AFC (figure 28) avec les variables du tableau précédent, les catégories de cerises: PP, PV, PE, VE, et VV ont été mises en variables supplémentaires. Les 4 premiers axes expriment 87,5 % de l'inertie totale se décomposant comme suit :

- 37 % au 1er axe qui est l'axe de fertilité globale où interviennent principalement le remplissage de fruits, la vigueur, et la production ;
- 22% au 2ème axe qui oppose la stérilité gamétique à la stérilité zygotique ;
- 15 % au 3ème axe s'identifiant à la nouaison ;
- 13 % au 4ème axe où la viabilité pollinique a une contribution relative de 40 %.

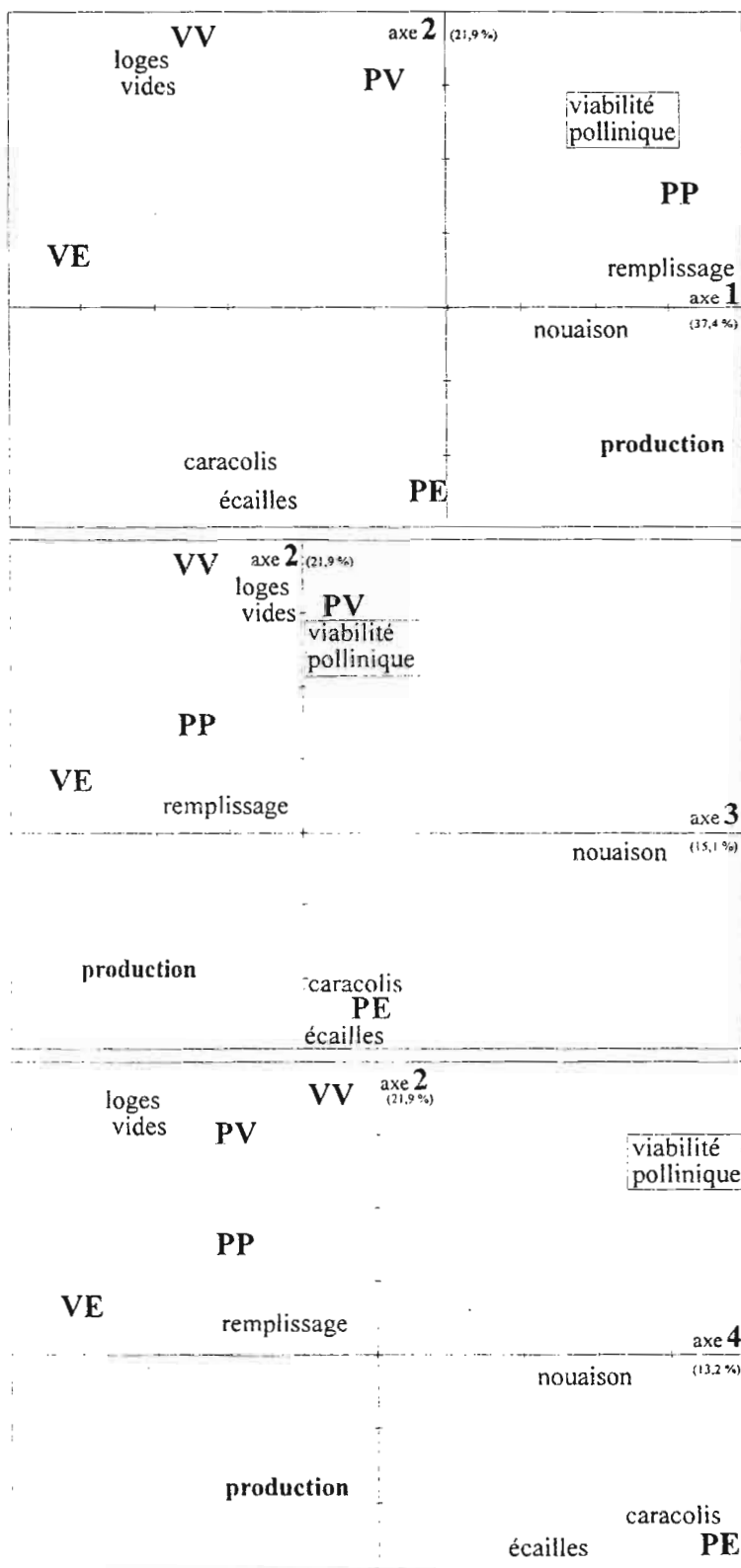


Figure 28 : Mise en évidence dans les plans des axes principaux d'une AFC des relations de la vigueur, de la fertilité femelle et de la viabilité pollinique avec la productivité de l'arabusta s. s..

Les contributions relatives de la viabilité pollinique sur ces axes sont respectivement de : 24 %, 32 %, 1 %, et 41 %.

Dans le système d'axes 1-2 (59 % de l'inertie totale), la viabilité pollinique s'oppose aux écailles et aux caracolis, sur la seconde bissectrice; le quadran 2 fait ressortir les meilleures fertilités expliquées par le bon remplissage des grains de l'axe 1, et la fertilité gamétique de l'axe 2. Dans ce plan 1-2, le critère récolte situé sur la première bissectrice dans le quadran 1, est en opposition avec la stérilité zygotique définie dans le quadran 3 par les loges vides. Cette situation, sur une des bissectrices, montre la complexité des relations de la viabilité pollinique avec les critères indépendants dégagés sur les axes.

La classification hiérarchique des variables a été faite dans le plan des deux premiers axes qui représentent 20 % de l'inertie totale. Elle révèle l'agrégation de la viabilité pollinique avec les facteurs de fertilité en général (PP et REMP), mais à un faible niveau d'inertie puisque seulement 20 % de l'inertie totale sont expliqués par la combinaison de ces axes.

Chez l'arabusta *s. s.*, le pourcentage de bons pollens va de pair avec une meilleure fertilité observée à travers les fruits, et l'importance de la récolte ; mais le coefficient de détermination est de 25 % seulement et aucune liaison n'est mise en évidence avec la vigueur.

2) Chez les kawisaris

Les quatre premiers axes de l'AFC (figure 29) expriment 71 % de l'inertie totale

- le 1er axe (28 %) fait ressortir la fertilité en opposant les plus forts taux de remplissage des fruits et de rendement en café marchand à la stérilité zygotique exprimée par la dégénérescence de l'albumen des grains (grains anormaux, grains desséchés) - les caractères végétatifs et de vigueur n'ont aucune contribution sur cet axe ;
- le 2ème axe (17 %) montre la liaison de la récolte avec la vigueur et la grosseur des fruits ; ces caractères vont à l'encontre des forts taux de caracolis ;
- le 3ème axe (15 %) met en opposition la viabilité pollinique aux caracolis ;
- le 4ème axe (11 %) est un axe d'avortement zygotique.

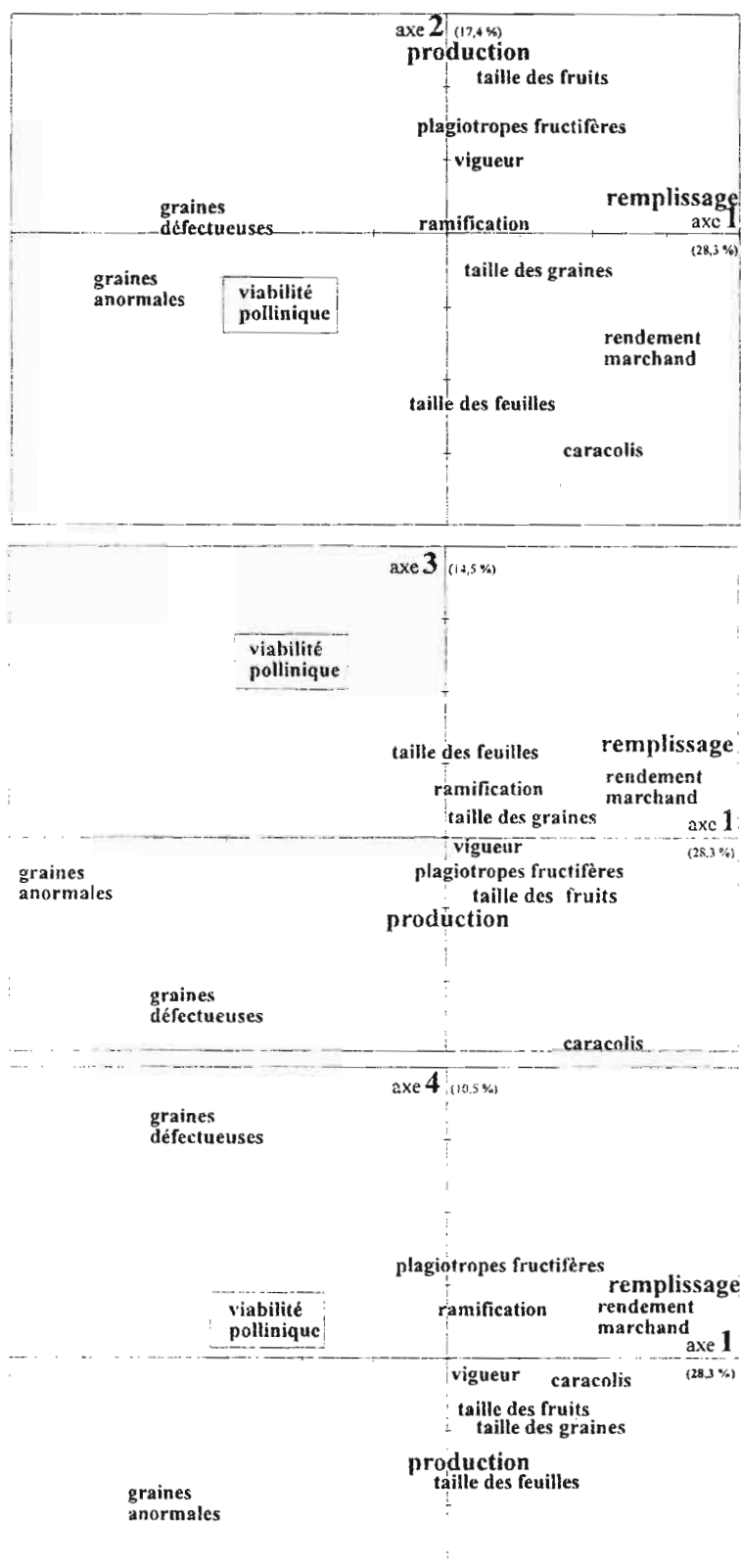


Figure 29 : Mise en évidence dans les plans des axes principaux d'une AFC des relations de la vigueur, de la fertilité femelle et de la viabilité pollinique avec la productivité des hybrides kawisaris.

Sur ces axes, la viabilité pollinique n'apporte respectivement que'une contribution relative de : 39 %, 5 %, 38 % et 1 %. Le plan des axes 1-3 avec 43 % de l'inertie totale est donc le plus approprié pour aborder les relations de la viabilité pollinique avec les autres caractères. Dans ce système d'axes la viabilité pollinique s'oppose aux caractères tout en étant indépendante des autres caractères.

En intégrant l'analyse de la viabilité pollinique (faite par la technique décrite), avec les caractères recherchés en sélection, malgré quelques liaisons de la viabilité pollinique avec la fertilité femelle, **le caractère de viabilité du pollen est donc peu ou pas efficace pour repérer des arbres à bonne fertilité femelle et productifs.**

La difficulté tient à la méthode de colorabilité du pollen des arabusta *l. s.*. Le carmin acétique est mal adapté à ce genre d'évaluation du matériel arabusta (chapitre IV p. 115).

B. LES CARACTERISTIQUES TECHNOLOGIQUES**1. Le café vert****a. Le rendement en café marchand**

Les rendements moyens en café marchand sont tous inférieurs à ceux des espèces (tableau 80). Globalement ce sont les hybrides kawisaris qui présentent les valeurs les plus faibles avec seulement 8,3 %. La meilleure moyenne : 16 % est attribuée aux hybrides avec *C. congensis*. L'arabusta *s. s.* et les hybrides faits avec congusta sont semblables avec des rendements moyens se situant autour de 12 %.

Tableau 80 : Caractéristiques des rendements en café marchand des arabusta *l. s.* (exprimés en % à 12 % d'humidité)

types hybrides	effectif	moyenne	minimum	maximum	CV (en %)
arabusta <i>s. s.</i>	174	12,1	8	17	12
kawisaris	293	8,3	2	18	30
arabusta avec <i>C. congensis</i>	78	16,0	7	22	20
arabusta avec congusta	30	11,8	9	15	10

L'amplitude de variation du rendement en café marchand et ses coefficients de variation sont relativement importants. Ce sont les arabusta *l. s.* avec *C. liberica* et *C. congensis* qui sont les plus variables. En effet, de nombreux hybrides ont une grande fréquence de loges vides qui abaisse fortement leur rendement en café marchand. Les kawisaris produisent beaucoup de loges vides d'une façon générale. Certains de ses génotypes sont tellement affectés d'avortement post-zygotique qu'ils ne produisent que de rares grains de café. Ce phénomène a été aussi constaté chez quelques hybrides avec *C. congensis*.

Les analyses de la variance ont montré dans tous les cas des effets génétiques significatifs pour le rendement marchand entre combinaisons interspécifiques. Le caractère étant corrélé positivement avec le remplissage, et négativement avec les loges vides, il est donc en rapport étroit avec la fertilité.

b. La grosseur des grains

Le poids de 100 grains à 12 % d'humidité (café vert) est décrit dans le tableau 81.

Tableau 81 : Poids de 100 grains (en grammes) arabusta *l. s.*

arabusta <i>l. s.</i> avec :	effectif	moyenne	écart type	CV (en %)	minimum	maximum
<i>C. canephora</i>	154	19,6	2,6	10	12,0	27,0
<i>C. congensis</i>	78	14,9	1,9	13	9,2	23,5
congusta	30	17,1	2,0	14	13,7	22,5
<i>C. liberica</i>	196	17,2	3,7	18	1,8 *	39,0
<i>C. dewevrei</i>	95	17,6	3,7	21	8,0	31,3

* : graines atrophiées

Généralement l'effet Gigas (gigantisme des cellules et des organes) s'exprime sur la taille des grains. Les poids moyens de 100 grains allant de 15 à 20 g sont très voisins pour tous les types d'arabusta *l. s.* et sont supérieurs à la moyenne de ceux des espèces parentales. Les valeurs maximales expriment bien cette caractéristique exceptionnelle de gigantisme introuvable chez les espèces parentes. Les valeurs minimales très basses sont à attribuer à l'albumen imparfait des graines. Il n'y a pas de concordance visuelle entre la taille moyenne des graines des combinaisons interspécifiques arabusta et celles des espèces 2x.

La taille des graines est également sous la dépendance de facteurs génétiques très hautement significatifs chez les arabusta *l. s.* sauf chez les kawisaris. Chez les arabusta avec *C. canephora*, *C. congensis*, ou leur hybride congusta, le caractère est corrélé avec la vigueur, la production, et la grosseur des fruits. Les variations intra et inter-descendances chez l'arabusta *s. s.* sont du même niveau.

Les kawisaris se distinguent des autres arabusta *l. s.* par l'augmentation de la variation intracroisement qui passe à 42 %. Pour cette catégorie d'hybrides, l'effet génétique sur ce caractère n'est pas mis en évidence. La grosseur des grains de kawisaris dépend très significativement du milieu pour la variable bloc qui est responsable de 26 % de la variation totale.

2. La teneur en caféine

Au total 365 analyses individuelles de la caféine ont été effectuées. Les teneurs en caféine des hybrides ont des valeurs qui recouvrent globalement la variabilité de *C. arabica* (tableau 82) pour les arabusta *l. s.* avec *C. congensis*, *C. liberica*, *C. dewevrei* et les congusta dont des teneurs moyennes plus faibles sont comprises entre 1,23 et 1,50 %.. Les teneurs les plus fortes sont obtenues chez l'arabusta *s. s.* et dépassent 2 %. Globalement **les moyennes par croisement hybride constituent la moyenne arithmétique entre les moyennes des espèces parentes. Ceci démontre clairement l'influence des espèces parentes tétraploïdisées sur le caractère à travers l'hybridation interspécifique.**

Tableau 82 : Teneurs en caféine (en % de la M.S.) des arabusta *l. s.*

arabusta <i>l. s.</i> avec	effectif	moyenne	écart type	C.V. (%)	minimum	maximum
<i>C. canephora</i>	154	2,14	0,29	14	1,42	2,85
<i>C. congensis</i>	30	1,50	0,39	26	0,81	1,94
congusta	30	1,36	0,24	18	0,87	1,82
<i>C. liberica</i>	69	1,23	0,22	18	0,70	1,69
<i>C. dewevrei</i>	68	1,26	0,23	18	0,87	1,68

Les coefficients de variation, compris entre 14 et 26 %, sont également du même ordre de grandeur que pour les espèces et les amplitudes de variation pour chaque type d'arabusta *l. s.* varient du simple au double. L'amplitude générale des variations est très grande, allant de 0,70 % (chez un kawisari) à 2,85 % (chez un arabusta *s. s.*).

Les analyses de la variance sur l'arabusta *s. s.*, et les kawisaris faites séparément montrent des effets très hautement significatifs entre les croisements. Un effet géniteur *C. arabica* très hautement significatif est mis en évidence dans les croisements de plusieurs origines *C. arabica* avec un parent commun *C. canephora* (IF181). La variation intracroisement, égale à 10 %, est relativement faible par rapport aux autres caractères. Les croisements arabusta sont les plus homogènes pour la teneur en caféine.

Dans l'analyse de la variance appliquée aux croisements kawisaris, il ressort des effets croisement, géniteurs *C. arabica* et géniteurs 4x, exprimant respectivement 12,6 %, 15,6 % et 15,2 % de la variation. Les variances de chaque facteur participent à la variation totale de la manière suivante :

* 48,7 % dépendant de l'aptitude générale à la combinaison qui se décompose comme suit :

- 26,1 % apportés par l'effet géniteur tétraploïde ;

- 22,6 % apportés par l'effet *C. arabica* ;

* 51,3 % attribués à la variation intradescendance hybrides.

Les possibilités d'amélioration de la teneur en caféine des arabusta sont donc réelles par l'utilisation de géniteurs adéquats à hybrider. Dans la transmission du caractère caféine, l'aptitude générale à la combinaison explique près de la moitié de la variation avec une participation sensiblement équivalente des deux espèces parentes.

Les résultats présentés à l'ASIC de 1987 (Le Pierrès, 1987) sont visualisés dans la figure 30 pour 3 séries de descendances ½ frères obtenus par croisement de différents *C. arabica* (dosant de 1 à 1,5 %) dont 1 caturra (ca) avec les géniteurs suivants :

- un *C. canephora* (IF181 dosant 3,04 % de caféine) ;

- un *C. liberica* (051029 dosant 1,37 %) ;

- un *C. dewevrei* (05843 dosant 1,12 %).

Les conclusions à retenir sont les suivantes :

- 1) les génotypes d'arabusta *s. s.* contiennent plus de caféine que les kawisaris ;
- 2) les régressions sont significatives pour l'arabusta *s. s.*, puisque les variations de teneurs des F1 vont dans le même sens que celles des parents *C. arabica* ($r=0,93$) ;
- 3) des effets d'additivité des gènes contrôlent la caféine chez les arabusta *l. s.* ; notons toutefois la teneur anormalement élevée de la F1 issue de caturra qui s'expliquerait par effet pléiotrope dominant du mutant caturra.

Les équations des droites de régressions sont : $y = 1,5 x + 0,12$ aux arabusta *s. s.* et $y = x$ pour les hybrides kawisaris.

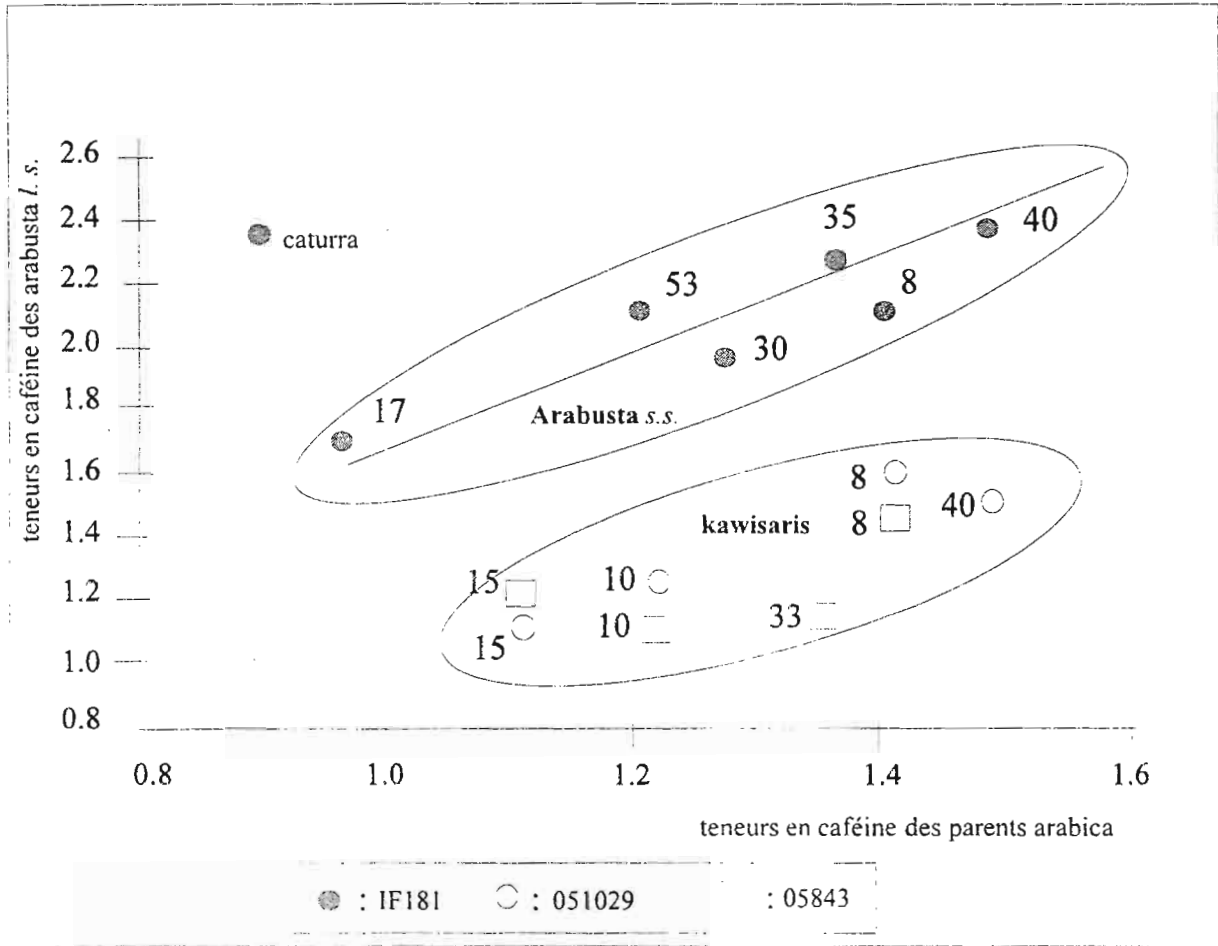


Figure 30 : Effet des teneurs en caféine des parents *C. arabica* sur la teneur en caféine des arabusta *l. s.*

3. La valeur organoleptique

Les tests de dégustation ont porté sur les cafés⁽¹⁾ suivants : Arabica, Robusta (ou Canephora), Libérica, et des hybrides Arabusta (de l'arabusta *s. s.*) et Kawisaris (des hybrides kawisaris faits avec les deux taxons *C. liberica* et *C. dewevrei*). Cent soixante cinq échantillons de café ont été appréciés avec des notes de 0 à 3 pour 5 critères : arôme, amertume, acidité, corps, et appréciation générale. Quinze personnes (dont 5 permanents) ont participé à l'ensemble de ces dégustations. Les analyses de la variance sont données par caractère (tableau 83). Les cafés sont comparés par le test du χ^2 (tableau 84) sur les caractères.

note ⁽¹⁾ : Les noms des cafés sont désignés avec une majuscule.

Tableau 83 : Analyses de la variance sur les critères des tests de dégustation de café (5 degrés de liberté au facteur dégustateur)

caractères de dégustation	effet dégustateur			effet nature du café		
	CM	F	S	CM	F	S
arôme	0,848	1,37	NS	4,790	7,74	***
amertume	0,776	0,99	NS	6,930	8,85	***
acidité	0,830	0,94	NS	1,075	1,22	NS
corps	1,859	3,01	**	0,810	0,92	NS
appréciation	0,626	0,78	NS	5,218	6,49	***

*** très hautement significatif ($\alpha=0,001$) ; ** hautement significatif ($\alpha=0,01$) ; NS non significatif ($\alpha=0,05$)

Les analyses de la variance (tableau 83) montrent des effets nature du café très hautement significatifs pour les variables arôme, amertume et appréciation, à l'inverse des critères acidité et corps qui ne permettent pas de les distinguer.

La différence n'est pas significative entre les dégustateurs pour tous les critères sauf le corps (effet hautement significatif). Pour ce dernier critère, les dégustateurs apprécient de façon très personnalisée cette qualité du café (1,63 de moyenne maximale et 0,96 de moyenne minimale). L'appréciation générale va de pair avec l'arôme, mais varie en corrélation négative avec l'amertume.

D'après le classement des moyennes des notes pour les critères significatifs : arôme, amertume et appréciation (tableau 84), l'Arabica a toujours le plus d'arôme, le moins d'amertume et donc la meilleure qualité organoleptique qui le fait apprécier. C'est l'inverse aux deux cafés des diploïdes auxquels, les dégustateurs reprochent le manque d'arôme et l'amertume trop prononcée. Les hybrides sont très proches entre eux pour l'appréciation et l'arôme principalement. Concernant l'amertume, l'Arabusta *s. s.* est noté comme le Robusta, tandis que le Kawisari ne semble pas avoir hérité de la même intensité d'amertume que son parent Libérica. En tout état de cause, **les hybrides sont intermédiaires entre l'Arabica et les parents diploïdes. Ils offrent donc de sérieuses potentialités pour être exploités en amélioration des caféiers pour la qualité.**

Tableau 84 : La comparaison des cafés par les test du χ^2 dans les dégustations

arôme		amertume		appréciation	
	↑ (moyenne)		(moyenne)		↑ (moyenne)
Arabica	+ 1,68	Arabica	+ 1,13	Arabica	+ 1,82
		Kawisari	+ 1,45	Arabusta	+ 1,06
Kawisari	+ 0,94			Kawisari	+ 1,03
Arabusta					
		Arabusta	+ 2,06		
		Canephora	+ 2,08		
				Canephora	+ 0,67
Liberica	+ 0,44				
Canephora	+ 0,42	Liberica	+ 2,50	Liberica	+ 0,44
			↓		

Cette étude a été complétée par une AFC. Les 4 premiers axes ont les inerties suivantes : 42,6 % au 1er, 28,9 % au 2ème, 14,9 % au 3ème et 13,6 % au 4ème. Ils expriment une appréciation globale positive qui s'oppose à l'amertume sur l'axe 1, l'acidité par le 2ème, l'arôme par le 3ème, et le corps par le 4ème. Le système d'axes 1-3 illustre les critères à effet significatif de cette étude (figure 31). Il montre bien la position intermédiaire des hybrides entre d'une part l'Arabica et le Canephora pour l'Arabusta, et d'autre part entre l'Arabica et le Libérica pour le Kawisari.

CARACTERES AGRONOMIQUES ET TECHNOLOGIQUES

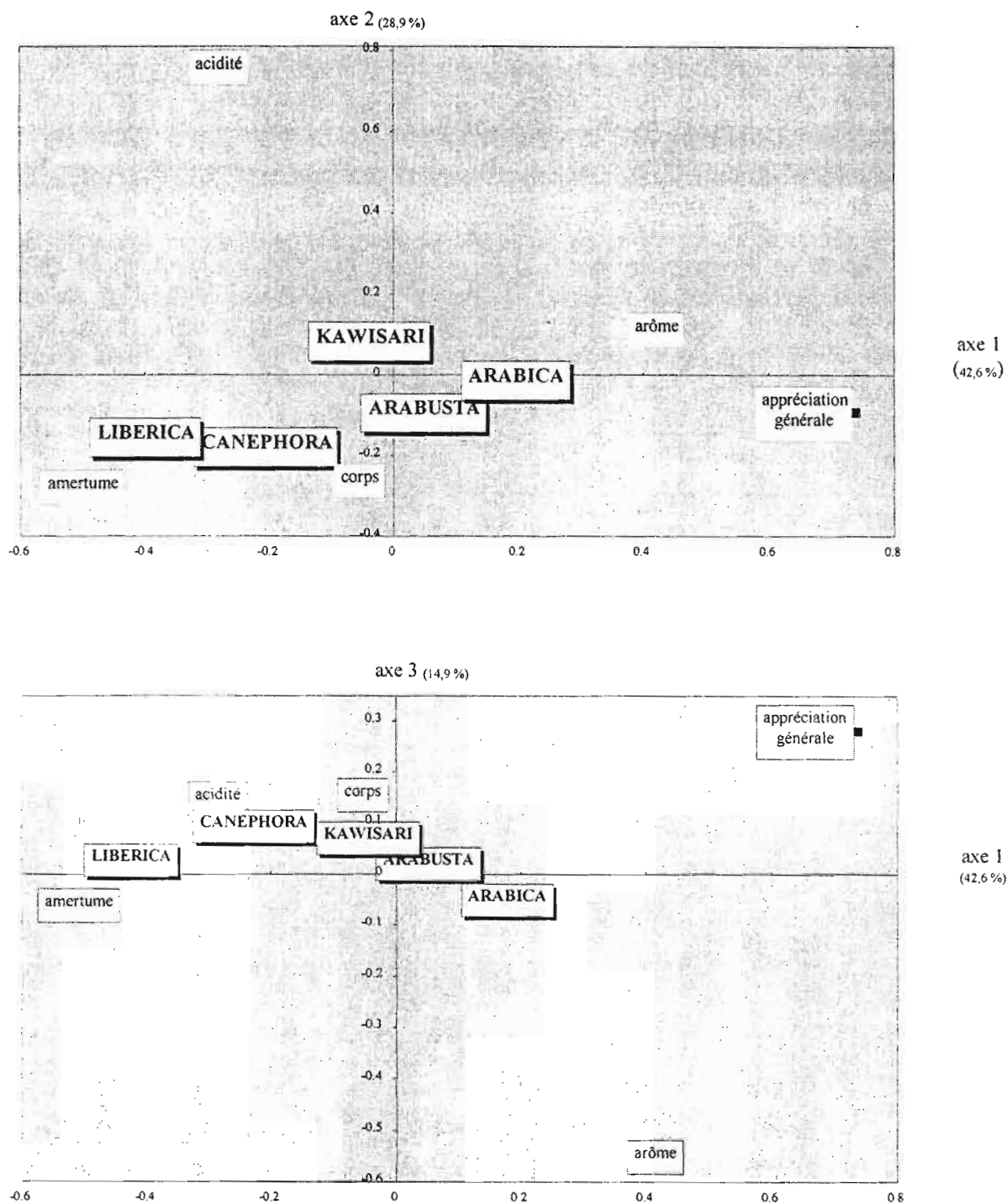


Figure 31 : Comparaison en AFC des cafés Arabusta *l. s.* aux cafés parentaux *C. arabica*, *C. canephora* et *C. liberica* pour 5 caractéristiques organoleptiques. (en haut le système d'axes 1-2 ; en bas le système d'axes 1-3)

C. LES COMPORTEMENTS DE GREFFE

1. Mise en évidence des réactions de greffe

a. L'incompatibilité de greffe

La lecture des réponses de compatibilité de greffe sur coupe longitudinale au niveau du bourrelet de greffe a toujours révélé des réponses intra-associations homogènes. Les résultats de notre expérimentation sont regroupés dans le tableau 85.

Tableau 85 : Expression des compatibilités et incompatibilités de greffe entre caféiers.
(le *C. canephora* utilisé est le clone IF197)

Associations	Greffon/Porte-greffe	Compatibilité*
Autogreffes	<i>C. arabica</i> / <i>C. arabica</i>	C
	<i>C. canephora</i> / <i>C. canephora</i>	C
Hétérogreffes	<i>C. arabica</i> / <i>C. canephora</i>	I
	<i>C. canephora</i> / <i>C. arabica</i>	I
	<i>C. arabica</i> / <i>C. liberica</i>	C
	<i>C. liberica</i> / <i>C. arabica</i>	C
	<i>C. arabica</i> / <i>C. congensis</i>	C
	<i>C. congensis</i> / <i>C. arabica</i>	C
	<i>C. arabica</i> / arabusta s. s.	C
	arabusta s. s. / <i>C. arabica</i>	C
Surgreffes	<i>C. arabica</i> / <i>C. congensis</i> / <i>C. canephora</i>	CC
	<i>C. arabica</i> / <i>C. liberica</i> / <i>C. canephora</i>	CC

* : C=compatible ; I=incompatible

Les principales informations tirées du tableau 85 ont été présentées à l'ASIC (Le Pierrès, 1987) et se résument ainsi :

- i) la combinaison de greffes *C. arabica* / *C. canephora* est incompatible sur le matériel étudié, alors que leurs autogreffes et les autres associations sont compatibles.
- ii) l'incompatibilité *C. arabica* / *C. canephora* est levée dans le surgreffage en insérant entre ces partenaires un intermédiaire (*C. congensis* ou *C. liberica*) compatible avec ceux-ci.

iii) les mêmes réponses de compatibilité sont obtenues dans les greffes réciproques.

Dans notre expérience il s'agit d'une incompatibilité à l'union du même type que celle rencontrée dans d'autres plantes (Herrero, 1951) et non d'incompatibilité virale qui s'exprime par contagion, ou d'incompatibilité transloquée qui n'est pas réciproque.

L'étude complémentaire des possibilités d'utiliser l'arabusta s. s. en porte-greffe pour diverses espèces de caféiers a montré que cet hybride présente un intérêt non négligeable pour des caféiers cultivés, et aussi pour certaines espèces sauvages à conserver en collection.

b. La vigueur et l'affinité de greffe

La vigueur mesurée par la hauteur ou le diamètre des troncs traduit l'affinité de greffe au sens de Rives (1971). *C. arabica* est toujours un porte-greffe faible. En greffon, il exprime une vigueur variable suivant l'espèce porte-greffe (tableau 86). L'incompatibilité de greffe signalée plus haut dans la combinaison *C. arabica* / *C. canephora* n'a pas d'influence sur la croissance de ces arbres. Les vigueurs transmises à *C. arabica* ont permis de classer les porte-greffes comme suit :

- très vigoureux (+++) avec l'arabusta s. s. ;
- vigoureux (++) avec les surgreffes du *C. canephora* associé à l'espèce "pont" *C. congensis* ou *C. liberica* ;
- moyennement vigoureux (+) sur *C. canephora*.

Tableau 86 : Vigueur et affinité des greffes dans les associations de *C. arabica* avec les autres caféiers dont l'arabusta s. s..

associations (greffon / PG)	partenaire X en hétérogreffe				témoin autogreffe	
	<i>C. canephora</i>	<i>C. congensis</i>	<i>C. liberica</i>	arabusta s. s.	<i>C. arabica</i>	<i>C. canephora</i>
<i>C. arabica</i> / X (directe)	C +	*B ++	*B ++	A +++	D 0	
X / <i>C. arabica</i> (réciproque)	C -	D 0	E --	D-E ---		A 0

légende en haut : classes de vigueur absolue (échelle décroissante A > B > C > D > E)

affinité en bas : gains (+), ou pertes (-), ou neutre (0)

* surgreffes sur porte-greffe *C. canephora*

Dans les greffes réciproques *C. arabica* se comporte comme un porte-greffe faible. Les vigueurs sont d'autant plus dépressives que le matériel du greffon est normalement vigoureux sur ses propres racines. Les scions arabusta *s. s.* de cette nature montrent ainsi une chétivité exemplaire.

Plusieurs constatations ressortent du tableau 86 :

- i) *C. arabica*, normalement peu robuste sur ses propres racines, gagne à être greffé sur *C. canephora* - soit directement ou indirectement par surgreffage sur un intermédiaire *C. congensis* ou *C. liberica*, et sur l'arabusta *s. s.* ; le greffage sur ce dernier confère à *C. arabica* une vigueur exceptionnelle équivalente à celle d'un *C. canephora*.
- ii) le *C. arabica* n'est pas porte-greffe satisfaisant ; la perte de vigueur est d'autant plus significative que les caféiers utilisés en greffons sont réputés à végétation luxuriante ;
- iii) il y a une inversion d'affinité suivant que *C. arabica* est utilisé comme sujet (affinités négatives) ou comme scion (affinités positives) ; l'affinité est déterminée dans ces exemples par les différences de vigueur entre le porte-greffe et le greffon ; elle a un effet bénéfique ou positif quand la vigueur du porte-greffe est supérieure à celle du greffon, négative dans les cas contraires.

Parmi les associations interspécifiques réalisées, il n'existe pas de liaison évidente entre la compatibilité et la vigueur. Tous les cas de figures entre compatibilité et affinité s'observent chez les caféiers. Il s'observe aussi bien des greffes compatibles vigoureuses (*C. arabica* / arabusta *s. s.*), que chétives (*C. arabica* / *C. liberica*). De la même façon, sont connues des greffes incompatibles poussant bien (*C. arabica* / *C. canephora*), ou ayant une très mauvaise croissance (*C. humblotiana* / *C. canephora*). Le choix du porte-greffe a également son importance, en liaison avec les caractères d'adaptation au sol des porte-greffes.

Tout ceci dénote une grande complexité dans l'interaction de partenaires greffés. Cependant, **la vigueur et la compatibilité sont bien deux réponses distinctes à l'association en greffe de deux génotypes.** Nos expériences ont montré **l'intérêt non négligeable de l'arabusta en porte-greffe pour des caféiers cultivés et pour certaines espèces à conserver en collection.**

2. Etude de l'incompatibilité de greffe *C. arabica* - *C. canephora*

Une exploration plus large des réactions de greffe avec cinq souches éthiopiennes de *C. arabica* a été réalisée sur 100 individus *C. canephora* de la collection de Divo. Ces derniers sont composés d'autant de caféiers spontanés des groupes suivants au sens de Berthaud (1986) : guinéens, congolais, ébobo, que d'hybrides naturels guinéens x congolais. Elle a permis de distinguer : **33 génotypes incompatibles de greffe et 67 génotypes compatibles de greffe**. Les cinq souches *C. arabica* ont présenté sur chacun des génotypes *C. canephora* la même réaction de greffe (démontrant ainsi l'uniformité des informations génétiques de compatibilité de greffe de *C. arabica* vis-à-vis de *C. canephora*). Les classes de compatibilité comme celles d'incompatibilité de greffe se répartissent dans tous les groupes *C. canephora*. Donc l'espèce *C. canephora* est hétérogène pour le caractère compatibilité de greffe vis-à-vis de *C. arabica*. En supposant un système monogénique à deux allèles *i* ou *c* portés par un chromosome du génome C de *C. canephora*, les diploïdes *C. canephora* auront les génotypes suivants : C^i/C^i , ou C^i/C^c , ou encore C^c/C^c (*i* pour incompatibilité de greffe et *c* pour compatibilité de greffe). Ces génotypes constituent, *a priori*, les formules génotypiques possibles transmises à l'arabusta par les gamètes du parent diploïde tétraploïdisé. L'expression de dominance entre les deux allèles existe puisque aucune réaction intermédiaire n'a été observée entre les phénotypes compatible et incompatible de greffe. Mais nous ignorons lequel des deux est dominant (des expériences complémentaires sont nécessaires pour le déterminer). Les fréquences calculées de ces allèles sont alors dans l'échantillon de populations *C. canephora* selon l'hypothèse retenue :

- 0,82 à "*c*" et 0,18 à "*i*" avec *i* dominant sur *c* ;
- 0,43 à "*c*" et 0,57 à "*i*" avec *i* récessif sur *c*.

Dans le cas le plus simple de ce déterminisme monogénique propre à *C. canephora*, l'arabusta *s. s.* a théoriquement trois génotypes possibles :

- $A_1A_2C^iC^i$ issu du tétraploïde $C^iC^iC^iC^i$ homozygote ou de l'hétérozygote duplex ;
- $A_1A_2C^iC^c$ issu du tétraploïde $C^iC^cC^iC^c$ hétérozygote ;
- $A_1A_2C^cC^c$ issu du tétraploïde $C^cC^cC^cC^c$ homozygote ou de l'hétérozygote duplex.

Les trois formules d'arabusta, comme leurs homologues hybrides triploïdes (¹) $A_1A_2C^i$ ou $A_1A_2C^c$, sont compatibles de greffe à la fois avec tous les *C. arabica* et les *C. canephora*. La différence entre *C. arabica* et ses hybrides 3x et 4x réside dans la proportion de génome complet arabica. *C. arabica* a deux génomes complets AA ($=A_1A_1A_2A_2$), tandis que ses hybrides F1 n'ont qu'un seul. Donc il y a compatibilité de greffe quand le partenaire de greffe hybride ne contient qu'un génome complet d'arabica (A_1A_2) indépendamment de l'association avec un ou deux C^c .

Pour le moment l'étude génétique du caractère compatibilité de greffe n'a pas été entreprise sur des descendances contrôlées intraspécifiques, et aucun lien n'a pu être établi avec la structuration en groupes génétiques de l'espèce *C. canephora*. A notre connaissance tous les caféiers *C. canephora* sont compatibles de greffe entre eux.

Actuellement, aussi bien sur des clones, des populations, ou des descendances, personne n'est en mesure de prévoir l'incompatibilité de greffes entre les deux espèces cultivées sans l'avoir testée. De la même façon, il n'y a pas de relation visible entre la compatibilité de greffe des couples de géniteurs d'arabusta s. s. et la fertilité des hybrides.

L'exploration de la variabilité génétique du genre *Coffea* a permis de préciser des relations interspécifiques de greffe d'ordre génétique et de conclure que tous les *C. canephora* notamment ne sont pas incompatibles avec *C. arabica*.

3. Etude des disjonctions de compatibilité de greffe chez l'arabusta s. s.

L'étude des disjonctions de compatibilité de greffe a été faite sur 252 individus rétrocroisés : arabusta s. s. x *C. arabica* mâle, à l'aide du marqueur d'incompatibilité de greffe du clone IF197 de *C. canephora* (connu pour être "[incompatible de greffe]" avec *C. arabica*). L'intérêt du greffage en parallèle sur porte-greffes *C. arabica* n'a pas été pressenti à cause de la compatibilité quasi générale attendue de ces greffes. En revanche, ces dernières greffes

* Les hybrides triploïdes n'ont pas été testés de manière systématique dans les deux sens d'association. Nos observations sont relatives à une centaine d'hybrides 3x greffés en plantules sur *C. canephora* et à une cinquantaine d'hybrides 3x ayant servi de porte-greffes à *C. arabica*.

auraient été intéressantes pour vérifier la compatibilité de greffe de certains génotypes recombinés supposés n'ayant aucun allèle de compatibilité de *C. arabica*.

Tous les parents *C. canephora* des arabusta géniteurs des backcross étudiés sont incompatibles de greffe avec *C. arabica*. Ces arabusta s. s. parents des rétrocroisements présentent donc deux alternatives de génotypes : $A_1A_2C^iC^i$ ou $A_1A_2C^iC^c$ (si "i" de *C. canephora* est dominant sur "c").

Leurs productions gamétiques sont décrites dans le tableau 87 avec celles de *C. arabica* :

Tableau 87 : Les associations génomiques dans les gamètes de l'arabusta et de *C. arabica*

génotypes des géniteurs	arabusta		<i>C. arabica</i>
	$A_1A_2C^iC^i$	$A_1A_2C^iC^c$	$A_1A_1A_2A_2$
gamètes homogénomiques	A_1A_1	C^iC^i	A_1A_1
	A_1A_2	C^iC^c	A_1A_2
	A_2A_2	C^cC^c	A_2A_2
gamètes hétérogénomiques	A_1C^i	A_1C^i	
	A_2C^i	A_2C^c	
		A_2C^i	
		A_1C^c	

Les formations zygotiques attendues forment trois catégories de base (tableau 88) au niveau des génomes qui donnent les phénotypes arabica arabusta et hybride triploïde, auxquels s'ajoutent quelques aneuploïdes possibles.

Tableau 88 : Les formules génomiques et [phénotypiques] des rétrocroisements arabusta x *C. arabica*

gamètes de <i>C. arabica</i>	gamètes de l'arabusta		
	$A_1A_1 / A_1A_2 / A_2A_2$	$C^iC^i / C^iC^c / C^cC^c$	$A_1C^i / A_1C^c / A_2C^i / A_2C^c$
$\left\{ \begin{array}{l} A_1A_1 \\ A_1A_2 \\ A_2A_2 \end{array} \right.$	AAAA	AACC	AAAC
	[arabica]	[arabusta]	[triploïde] = [arabica]

Deux phénotypes de descendance ont été définis d'après la morphologie des feuilles :

- type "[arabica]" à rapport d'allométrie de feuilles *C. arabica*, mais à taille variable allant jusqu'à celle de l'hybride triploïde (possibilité d'être de phénotype *C. arabica* ou triploïde) ;
- type "[arabusta]" regroupant tous les phénotypes à feuilles arrondies allant de l'arabusta au *C. canephora* 4x ;

Les disjonctions sont présentées en fonction des phénotypes des rétrocroisements dans le tableau 89 :

Tableau 89 : Ségrégations des individus compatibles et incompatibles de greffe en fonction des phénotypes dans des descendance rétrocroisées : arabusta s. s. x *C. arabica* mâle

Phénotypes	Incompatibles	compatibles	cumul
[arabica] et [triploïde]	108 (43 %)	89 (35 %)	197 (78 %)
[arabusta]	26 (10 %)	29 (12 %)	55 (22 %)
total	134 (53 %)	118 (47 %)	252 (100%)

Le comportement en greffage sur IF197 des rétrocroisements d'arabusta permet de tirer les informations suivantes :

- le nombre sensiblement équivalent des "[incompatibles]" (53 %) et des "[compatibles]" (47 %) de greffe sur l'ensemble des descendants dans les quatre groupes de phénotypes suggère **l'indépendance génétique entre le système de compatibilité-incompatibilité de greffe, et le phénotype foliaire des rétrocroisements** ; par ailleurs aucun lien n'a été mis en évidence avec les caractères enzymatiques d'électrophorèse (étude non présentée) ;
- les 43 % de phénotypes "[arabica incompatible]" (108 individus / 252), qui reproduisent exactement le comportement de greffe de *C. arabica* associé à son type de feuille, indiquent que **les disjonctions-recombinaisons génomiques et chromosomiques de l'arabusta favorisent la reconstitution du phénotype *C. arabica* typique avec près de la moitié de ses gamètes** ;

- les 35 % des phénotypes "[arabica compatible de greffe]" (89 individus / 252), font **valoir un fort niveau de recombinaison entre les chromosomes des deux espèces parentes de départ** ;
- les phénotypes arabusta ne peuvent provenir que des gamètes arabusta contenant **davantage que les précédents de chromosomes de *C. canephora*** ; la reconstitution de leurs phénotypes peut s'envisager à partir de gamètes assez bien équilibrés contenant principalement le double génome CC de *C. canephora* (29 individus assimilables à de véritables arabusta), ou très peu remanié avec quelques chromosomes ou fragments de chromosomes homéologues de *C. arabica* porteurs d'allèles qui réagissent avec le gène de l'incompatibilité de greffe de *C. canephora* (26 individus) ; Onze individus (1/5 des phénotypes arabusta) présentent des signes d'aneuploïdie, et dont la structure génétique s'expliquerait par la combinaison de gamètes normaux d'arabica avec des gamètes aneuploïdes de l'arabusta contenant au moins certains gènes dominants de *C. canephora* en triple exemplaire.

En admettant un déterminisme monogénique du comportement de compatibilité de greffe de *C. canephora* vis-à-vis de *C. arabica* (vu plus haut), et sachant que les arabusta étudiés sont compatibles avec les espèces parentes, les répartitions gamétiques ont été analysées en supposant différents types de ségrégation d'après les hypothèses ci-après.

a. Hypothèse de la ségrégation indépendante entre chromosomes des génomes

Avec un système monogénique à plusieurs allèles dominants et récessifs, l'arabusta le plus probable de génotype $A_1A_2C^iC^c$ (si $i > c$) a avec *C. arabica* les rétrocroisements suivants (tableau 90) :

Tableau 90 : Fréquences théoriques des backcross arabusta x *C. arabica* en ségrégation indépendante des chromosomes des génomes A₁, A₂ et C

génotypes	phénotype	greffe sur <i>C. canephora</i> 197	fréquence
A ₁ A ₂ A ₁ C ⁱ ou A ₁ A ₂ A ₁ C ^c	[arabica] ≈ [triploïde]*	compatible	} 1/4
A ₁ A ₂ A ₂ C ^c	[arabica] ≈ [triploïde]	compatible	
A ₁ A ₂ A ₂ C ⁱ	[arabica] ≈ [triploïde]	incompatible	1/4
A ₁ A ₂ A ₁ A ₂	[arabica]	incompatible	1/4
A ₁ A ₂ C ⁱ C ⁱ ou A ₁ A ₂ C ⁱ C ^c ou A ₁ A ₂ C ^c C ^c	[arabusta] et assimilés	compatible	1/4

* : Les phénotypes triploïdes ressemblent aux phénotypes arabica

Si les fréquences des phénotypes "[arabica]" concordent (environ 3/4), le rapport des effectifs de leurs phénotypes en comportement de greffe, montrant deux fois plus d'incompatibles que de compatibles de greffe, ne correspond pas à la réalité. Par ailleurs, il est impossible d'expliquer par ce modèle les phénotypes "[arabusta]" incompatibles qui existent pourtant en proportion non négligeable. **Il n'y a donc pas de ségrégation indépendante des chromosomes homologues et homéologues dans l'arabusta.**

b. La ségrégation non indépendante des génomes :

Dans cet aspect, comme nous l'avons fait pour expliquer les ségrégations dans la formation des graines au chapitre III, sera considérée la structure génétique des gamètes d'arabusta produits sous l'influence d'un **facteur de diploïdisation de *C. arabica*** privilégiant en méiose la migration des génomes A₁ et A₂ au même pôle, ou sous **l'effet de l'appariement privilégié entre les génomes C** de *C. canephora* en métaphase I qui sépare les génomes C au cours de la 1ère division de méiose. Ces phénomènes donnent respectivement une majorité de gamètes homogénomiques (50 % de A₁A₂ et 50 % de CⁱC^c ou CⁱC^c) et de gamètes hétérogénomiques (50 % de A₁Cⁱ ou A₁C^c et 50 % de A₂Cⁱ ou A₂C^c) (tableau 91).

Tableau 91: Distributions des phénotypes de compatibilité de greffe suivant les hypothèses d'associations génomiques en méiose des rétrocroisements arabusta x *C. arabica*

	réunions A ₁ -A ₂ privilégiées en anaphase I		appariements C/C privilégiés en métaphase I	
	A ₁ A ₂	C ⁱ C ⁱ , C ⁱ C ^c	A ₁ C ⁱ , A ₁ C ^c	A ₂ C ⁱ , A ₂ C ^c
gamètes arabusta	A ₁ A ₂	C ⁱ C ⁱ , C ⁱ C ^c	A ₁ C ⁱ , A ₁ C ^c	A ₂ C ⁱ , A ₂ C ^c
zygotes backcross	A ₁ A ₂ A ₁ A ₂	A ₁ A ₂ C ⁱ C ⁱ , A ₁ A ₂ C ⁱ C ^c	A ₁ A ₂ A ₁ C ⁱ , A ₁ A ₂ A ₁ C ^c	A ₁ A ₂ A ₂ C ⁱ , A ₁ A ₂ A ₂ C ^c
<u>hypothèse I</u>	incompatible	compatible	compatible	compatible
[arabica] et [3x]	108		89 [3x]	?
[arabusta]		29		?
<u>hypothèse II</u>	incompatible	compatible	compatible	incompatible
[arabica] et [3x]	108		?	
[arabusta]		29	?	26
<u>hypothèse III</u>	incompatible	compatible	compatible	incompatible
[arabica] et [3x]	(29) [arabica]		89 [3x]	(79) [3x] } 105
[arabusta]		29		26 }

(Les chiffres entre parenthèses : 108 [arabica] et [3x] ont été décomposés en 29 [arabica] et 79 [3x] pour équilibrer les disjonctions)

La ségrégation entre le phénotype arabica et le caractère incompatibilité de greffe vient d'être vérifiée. Suivant l'expression de ces caractères dépendant des sous-génomes A₁ et A₂ de *C. arabica* : i) ceux-ci présentent un comportement identique (hypothèse I), ii) ou bien l'un des deux est seul responsable de l'incompatibilité de greffe (hypothèse II), iii) ou encore les deux ont des expressions séparées avec A₁ par exemple comme génome majeur porteur du phénotype arabica et A₂ de l'incompatibilité (hypothèse III).

Comme *C. arabica* fournit des gamètes équilibrés A₁A₂, les variations des rétrocroisements arabusta x *C. arabica* s'expliquent par la qualité des gamètes d'arabusta. Notre observation portant sur des rétrocroisements d'arabustas femelles permet de se placer dans les meilleures conditions d'étude d'une majorité des produits de la méiose de l'hybride. Par opposition, les rétrocroisements réciproques après la sélection pollinique auraient biaisé les résultats de ségrégation.

Voici les commentaires à tirer du tableau 91.

1°) L'hypothèse I avec l'équivalence des génomes A₁ et A₂ ne peut pas être retenue à cause d'une disproportion trop grande entre les effectifs "[arabica incompatible]" (108) et les

formes "[Arabusta compatible]" (27), de même il n'est pas possible de ranger les formes "[arabusta incompatible]" (17) trop peu nombreuses en acceptant l'équivalence d'interaction des génomes A_1 et A_2 .

2°) L'hypothèse II pose le double problème du déséquilibre des effectifs "[arabica incompatible]" - "[arabusta compatible]", et de l'ambiguïté de ranger les 89 "[arabica compatible]" dans la dernière colonne avec les arabustas incompatibles ; **l'hypothèse de l'un des génomes de *C. arabica* responsable de l'incompatibilité de greffe ne peut pas être retenue.**

3°) L'hypothèse III, à la différence de l'hypothèse précédente, distingue le support du caractère "[arabica]" de l'expression d'incompatibilité de greffe sur les génomes de *C. arabica* (par exemple sur A_2). En accord avec les observations de compatibilité de greffe sur les F1, le caractère "[arabica]" s'exprimerait en présence d'un état diploïde d'une fraction quelconque de ses génomes (A_1A_1 et/ou A_2A_2) tandis que le même état diploïde d'un seul gène de réaction de greffe d'un seul double génome identique (ex : A_2A_2) interagit pour l'expression de l'incompatibilité de greffe en présence de l'allèle C^i du *C. canephora* IF197. Suivant ces interactions génomiques entre A_1 , A_2 et CC, dans les disjonctions avec appariement privilégié des génomes CC : les $A_1A_2A_1C^i$ et $A_1A_2A_1C^c$ sont "[arabica compatible]" et les $A_1A_2A_2C^i$ et $A_1A_2A_2C^c$ donnent en fonction des répartitions de chromosomes du génome A_1 des phénotypes variés allant de "[arabica]" (ou "[triploïde]") à "[arabusta]" regroupant parfois des aneuploïdes. L'équilibre des effectifs est obtenu à l'intérieur des deux types de disjonctions (facteur de diploïdisation de *C. arabica* ou appariements privilégiés des génomes de *C. canephora*) en répartissant les 108 "[arabica incompatible]" entre 29 véritables "[arabica incompatible]" et 79 individus "[arabica ou 3x incompatibles]" mais de génotype $A_1A_2A_2C^i$ ou $A_1A_2A_2C^c$.

Le phénotype "[arabica compatible de greffe]", s'explique à la condition d'avoir un gène de compatibilité de greffe porté par seulement l'un des deux génomes de *C. arabica* (soit A_2 par exemple). Il provient de l'appariement privilégié en méiose entre les génomes homologues C dont la conséquence est la ségrégation des génomes A_1 et A_2 dans les gamètes.

4. Conclusion

L'étude des comportements en greffe montre que les ségrégations des chromosomes de l'arabusta ne sont pas indépendantes, mais se font en respectant des liaisons génomiques. Celles-ci sont de deux ordres chez l'arabusta :

- avec appariement préférentiel des génomes de *C. canephora* en méiose qui sépare les génomes A₁ et A₂ de *C. arabica* dans les gamètes qui auront le génotype A₁C ou A₂C ;
- sous l'influence d'un facteur de diploïdisation de *C. arabica* qui favorise le regroupement des génomes A₁ et A₂ dans une catégorie de gamètes tandis que les autres seront de génotypes CC .

Suivant les effectifs observés dans les descendance d'arabusta (issues seulement de la fraction des graines normales d'arabusta étudiées aux chapitres III et IV), ces deux modes de ségrégations génomiques interviennent en compétition chez l'arabusta. Les ségrégations génomiques après la sélection des graines albuminées dépendraient pour environ : 77 % de l'appariement privilégié entre les génomes de *C. canephora*, et 23 % du facteur de diploïdisation de *C. arabica*.

Le greffage permet d'avoir une idée des réactions de "reconnaissance et défense" entre les espèces, et à l'intérieur des espèces. Des études sur ces sujets seraient bénéfiques, si on arrivait à établir le parallèle entre les compatibilités de greffes et les affinités génétiques déjà abordées par plusieurs auteurs (Charrier, 1978 ; Berthou *et al.*, 1980 ; Berthou *et al.*, 1983 ; Ram, 1983 ; Cros, 1994). Il est aussi possible de se servir des compatibilités de greffe comme marqueur génétique. Des analyses d'ordre physiologique et histologique seraient également intéressantes pour étudier les effets internes (âges des partenaires, états sanitaires, degrés de différenciation des tissus, etc.) et les effets du milieu.

Après échanges génétiques entre espèces, le caractère incompatibilité ou compatibilité de greffe peut être introgressé dans les espèces par le jeu des disjonctions-recombinaisons. Mais de l'ensemble des souches spontanées de *C. arabica* testées (une trentaine d'Ethiopie ainsi qu'une dizaine du Marsabit au Kenya) pas une seule ne s'est montrée compatible de greffe avec le clone *C. canephora* IF197. *C. arabica* dans son milieu naturel n'a donc pas été introgressée avec les génotypes incompatibles de greffe de *C. canephora*, sinon nous aurions

trouvé quelques individus *C. arabica* compatibles de greffe avec ce clone 2x. **Les échanges génétiques n'auraient eu lieu que dans le sens *C. arabica* vers *C. canephora* qui s'est enrichi du caractère compatibilité de *C. arabica*. Les échanges inverses du caractère incompatibilité de greffe de *C. canephora* vers *C. arabica* sont peu probables** puisque les populations sauvages de l'espèce 4x donnent sans exception une réponse homogène d'incompatibilité ou de compatibilité de greffe avec les *C. canephora*. Dans le cas contraire *C. arabica* sauvages comporteraient aussi des génotypes compatibles avec IF197. Le fait d'avoir les 2/3 des *C. canephora* compatibles de greffe avec *C. arabica* montre **l'affinité entre les deux espèces cultivées dont *C. canephora* a fixé le caractère compatibilité de greffe de *C. arabica***. Cette hypothèse de flux génique asymétrique de *C. arabica* vers les 2x serait moins évidente avec les *C. congensis* et *C. eugenioides* qui (pour les génotypes testés) sont compatibles de greffe avec *C. arabica*. En accord avec les résultats tirés des réussites des hybridations qui démontrent leur forte affinité avec *C. arabica*, **il est probable que *C. congensis* et *C. eugenioides* - ou leur ancêtre direct - soient progéniteurs à *C. arabica*.**

Chapitre VII - DISCUSSION

- A. Les principales réponses biologiques dans les F1 arabusta *l. s.*
- B. Le flux de gènes et les introgressions entre *C. arabica* et les *Coffea* 2x
- C. Utilité des arabusta *l. s.* pour l'amélioration des caféiers

A. LES PRINCIPALES REPONSES BIOLOGIQUES DANS LES F1 ARABUSTA

L'état hybride chez les arabusta a été observée sous divers aspects biologiques.

1. Le comportement méiotique d'autotétraploïde

Les espèces diploïdes impliquées dans ces travaux possèdent le même génome de base des *Coffea*, et sont peu différenciées entre elles (Charrier, 1978; Louarn, 1992 ; Lashermes *et al.*, 1993). L'étude des haploïdes *C. arabica* (Berthaud, 1976 ; Kammacher, 1980) et des triploïdes *C. arabica* x *C. canephora* (Krug et Mendes, 1940 ; Kammacher et Capot, 1972 ; Charrier, 1978) montre une moins bonne affinité entre les deux génomes A₁ et A₂ de *C. arabica* qu'entre un de ceux-ci et celui (C) de *C. canephora* (du groupe des espèces diploïdes). Ces éléments ont permis à Essad (cité dans Demarly, 1975) de justifier les formules d'appariements génomiques étudiées dans les hybrides tétraploïdes de type arabusta *s. s.* par Grassias et Kammacher (1975) (figure 32).

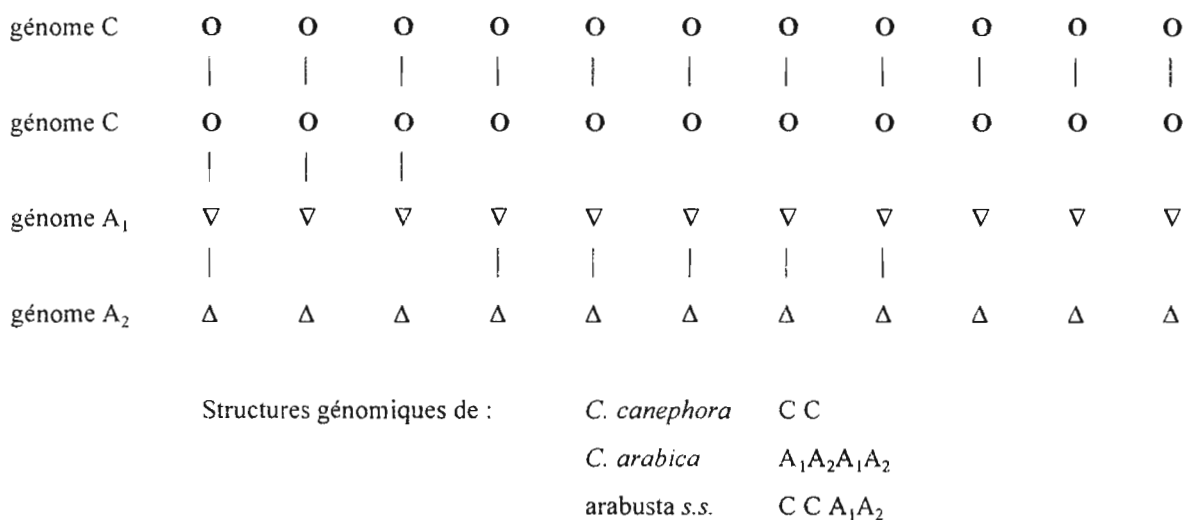


Figure 32 : Les homologies chromosomiques entre les 44 chromosomes de l'arabusta *s. s.* d'après Essad modifié (Demarly, 1975)

De ce fait, les irrégularités méiotiques des arabusta *s. s.*, consécutives à une affinité différentielle entre les génomes communs aux espèces diploïdes et de *C. arabica*, semblent

représenter un handicap général difficile à surmonter pour améliorer leur fertilité. Nous avons tenté d'y remédier sans succès :

- en diversifiant les espèces diploïdes parentes pour élargir la recherche de gène(s) régulateur(s) de la méiose ;
- en utilisant des géniteurs hybrides diploïdes F1 doublés pour mieux exploiter les interactions génomiques tout en évitant la consanguinité ;
- en sélectionnant des géniteurs mieux équilibrés dans les générations de brassage génétique de tétraploïdes (autotétraploïdes ou F1 doublés).

De nouvelles tentatives peuvent être toutefois envisagées :

- en élargissant la base génétique des hybrides avec *C. congensis* et ses dérivés puisque Leliveld (cité par Sybenga, 1960) signale un congusta avec 20,5 II ;
- en favorisant l'obtention d'hybrides à partir de diplogamètes qui permettraient d'étudier des populations d'individus euploïdes pour la plupart ;
- en croisant *C. arabica* avec de nouvelles espèces (issues des prospections du Congo et du Cameroun comme *C. sp.* Moloundou).

L'amélioration de la régularité méiotique sera toujours limitée par les stérilités liées à la disjonction-recombinaison des génomes (ou chromosomes) d'espèces différentes. Un exemple cependant retient toute notre attention. Il s'agit du taxon sauvage *C. sp.* X dont la combinaison hybride avec *C. canephora* après doublement chromosomique a un comportement qui se rapproche de celui des amphidiploïdes (Louarn, 1992). L'étude approfondie des arabusta *l. s.* avec *C. sp.* X, tel quel ou en hybride, mérite d'être développée pour savoir si cette espèce renferme un gène de diploïdisation des formes tétraploïdes.

2. La structure génétique hétérogène du pollen

Le comportement autotétraploïde des arabusta favorise la formation d'un mélange de grains de pollen très hétérogène : d'après le pourcentage de montées à 22 chromosomes en anaphase II trouvés par Grassias (1980), moins de 20 % des grains sont numériquement équilibrés, comme dans les espèces. Ils ont alors toutes les chances de renfermer au moins un

génomme *C. canephora* avec un mélange de chromosomes des deux génomes de *C. arabica*, alors que la majorité est aneuploïde à cause du brassage entre les chromosomes des deux espèces.

Les variations entre individus sont très importantes. Les effets génétiques interviennent pourtant pour 72 % dans la variation totale de la viabilité pollinique dans notre analyse de la variance (où nous n'avons pas de données sur les effets floraison et interaction). Les arabusta *l. s.* faits avec *C. congensis* ont la fertilité pollinique la plus élevée par rapport aux autres arabusta *l. s.*.

Les mesures de viabilité pollinique par notre technique ne sont pas fiables pour estimer la fertilité ni la production des hybrides 4x. La viabilité pollinique n'est quasiment pas corrélée avec la fertilité femelle, et sans liaison avec les caractères végétatifs. En conséquence, ces mesures ne sont pas nécessaires dans l'estimation de la fertilité femelle. Cependant elles peuvent être utiles pour déceler l'existence éventuelle de stérilité mâle qui empêcherait d'utiliser certains arabusta comme géniteurs mâles.

A la différence des hybrides stériles triploïdes obtenus sur *C. arabica*, les arabusta *l. s.* ont la particularité de former beaucoup plus de grains de pollen d'aspect normal à cytoplasme colorable au carmin acétique (ceci est sans doute lié à la présence de deux génomes de *C. canephora*). La majeure partie de la masse pollinique générée serait constituée de grains aneuploïdes peu fonctionnels, ou à pouvoir fécondant plus faible que les grains équilibrés. La sélection pollinique naturelle au moment de la germination dans les styles est en faveur des grains équilibrés. A l'inverse, les triploïdes par l'aspect du pollen se comportent comme des mâles stériles. En conséquence l'utilisation des arabusta *l. s.* comme géniteurs mâles devient possible pour créer les futures générations, en raison de l'abondance et de la fertilité suffisante d'une fraction de leur pollen. Cette situation pollinique est très efficace pour recouvrer plus rapidement un meilleur équilibre dans les successions de descendance d'arabusta *s. s.* utilisés comme parent mâle.

3. La fertilité femelle réduite des arabusta *l. s.*

Le schéma de De Reffye (1974) reste dans l'ensemble valable chez les arabusta *l. s.* si l'on considère l'indépendance démontrée dans notre matériel entre la fertilité gamétique et la

fertilité zygotique tardive. Cependant la première loi binomiale de De Reffye, qui suppose de bonnes conditions de fécondation avec un pollen compatible non limitant en quantité et en qualité, est difficilement applicable et la fertilité gamétique se traduit par une stabilité relative du taux d'écaïlles. La deuxième loi binomiale en rapport avec la fertilité zygotique s'applique de manière satisfaisante chez les arabusta avec les canéphoroïdes qui sont autofertiles, mais pas chez les kawisaris autostériles. Chez ces derniers l'avortement tardif quasi général des autofécondations ne reflète pas du tout la fertilité post-zygotique globale dont la proportion est très variable en fécondation libre. Les variations très importantes de la fertilité zygotique tardive dépendent à la fois de la génétique (les types et les génotypes d'arabusta) et du milieu. Globalement la stérilité gamétique relativement constante des différents types d'arabusta est responsable d'une forte perte potentielle. En conséquence, la fertilité zygotique est un facteur plus efficace de sélection que la fertilité gamétique femelle.

La fertilité femelle est à considérer comme la résultante additive de la fertilité gamétique et de la fertilité zygotique tardive sous des conditions de pollinisations satisfaisantes. Elle est directement liée à la production par la proportion de fruits à 2 grains normaux (cerises PP), mais est indépendante de la vigueur. Le taux de loges vides influence le rendement en café marchand ; son utilisation comme indice de sélection pour la fertilité n'est pas robuste à cause de sa trop grande fluctuation au cours de la récolte et entre les types hybrides. D'une manière pratique, les productions peuvent être évaluées sur de gros échantillons, à l'aide du rendement en café marchand ou du coefficient de transformation des cerises fraîches en café marchand et le taux de caracolis ; ce sont des caractères acceptables de sélection d'évaluation rapide de la fertilité femelle des arabusta.

L'arabusta *l. s.* a montré dans tous les exemples étudiés une fertilité incomplète très variable. Aucun type arabusta particulier n'a pas exprimé une fertilité satisfaisante permettant d'envisager son exploitation directe, malgré des caractéristiques intéressantes de modes de reproduction, de phénologie, de qualité du café, et parfois de rendements corrects en café marchand. Sa grande fragilité face aux aléas du milieu entraîne une grande variation du taux de loges vides et de sa productivité. La vigueur de ces hybrides interspécifiques n'a pas d'influence directe sur la fertilité ; néanmoins la vigueur hybride cumulée avec la nature tétraploïde des arabusta a désorganisé la croissance de certains génotypes (bois trop souple

favorisant la tendance à la verse et la sensibilité aux attaques d'insectes), et affecte en conséquence la fertilité.

L'arabusta *s. s.* affiche une fertilité inférieure aux espèces. Il est beaucoup moins productif que le *C. canephora* à cause de sa fertilité imparfaite qui lui fait perdre environ la moitié de sa production théorique. Chez cet hybride, les critères femelles de fertilité gouvernent davantage la production que les facteurs polliniques. **Enfin l'arabusta *s. s.* ne peut être intéressant que par sa bonne vigueur qui lui permet d'augmenter directement son nombre de fleurs par un volume plus grand et dans la même proportion sa production.**

Malgré un bon niveau de fertilité, les arabusta avec *C. congensis* sont les moins productifs à cause de leur faible vigueur. En revanche, les arabusta 3 voies faits par *congesta*, autogames comme les arabusta *s. s.*, possèdent les meilleures potentialités de production par la sélection des individus qui cumulent le bon niveau de fertilité des arabusta avec *C. congensis* et la vigueur des arabusta *s. s.*.

Toutefois, l'arabusta possède des caractéristiques chimiques originales qui inciteront sa culture si les molécules produites sont à haute valeur ajoutée. Par exemple il présente l'avantage d'avoir une teneur élevée en acides chlorogéniques faciles à extraire pour fabriquer des conservateurs alimentaires naturels (Aubrespy, 1987).

4. L'évaluation des compatibilités de greffe

La vigueur exceptionnelle et la bonne adaptation au sol incitent à utiliser l'arabusta en porte-greffes des caféiers peu vigoureux ou difficiles à bouturer. Cette utilisation est d'autant plus judicieuse que l'arabusta ne présente pas d'incompatibilité de greffe avec notamment les caféiers cultivés. Il confère à *C. arabica* un développement végétatif presque équivalent au robusta montrant la bonne adaptation dans des sols pourtant infestés de parasites comme les nématodes (observation personnelle en Côte-d'Ivoire), et d'étendre sa zone de culture vers les moyennes altitudes.

Les réactions de greffe peuvent servir de marqueur génétique de ressemblance biologique des espèces associées. Leur connaissance approfondie pourrait apporter des

informations génétiques sur la structure des disjonctions hybrides quand intervient une espèce porteuse du facteur d'incompatibilité. Par exemple les ségrégations des réactions de greffe dans les descendances des rétrocroisements avec *C. arabica* donneraient une indication sur les disjonctions-recombinaisons entre les chromosomes des différents génomes de l'arabusta. Ce savoir ajouterait des éléments pour mieux comprendre l'amélioration de la fertilité des hybrides interspécifiques, de leurs descendances et des introgressions réalisées.

L'étude complémentaire des compatibilités de greffe entre caféiers a montré que l'arabusta *s. s.* est un bon porte-greffe pour *C. canephora*, *C. liberica*, *C. congensis*, et *C. eugenoides*. En revanche, il est incompatible avec quelques autres espèces de caféiers sauvages comme *C. sakaraha*, *C. pseudozanguebariae*, *C. perrieri*, ainsi qu'avec *Psilanthus mannii* appartenant à un sous-genre différent.

5. Conclusion

Les arabusta *l. s.* ne se distinguent pas fondamentalement des hybrides F1 polyploïdes dans les autres groupes de plantes tels les triticales (Charrier et Bernard, 1981), les cotonniers (Ndungo *et al.*, 1988), qui ont tous montré en première génération une fertilité insuffisante résultant d'un mauvais comportement méiotique. Leur amélioration pour les rendre agronomiquement utilisables nécessite plusieurs générations de croisements successifs. Leurs caractéristiques végétatives les rendent cependant très intéressants pour faire des porte-greffes comme chez les hybrides pêcheur x abricotier (Salesses, 1978).

Les caractéristiques biologiques, agronomiques et technologiques originales des arabusta *l. s.* ne permettent pas d'envisager leur utilisation directe en tant que variété. Leurs avantages se limitent aux caractères suivants :

- la manifestation d'un effet d'hétérosis donnant aux hybrides F1 équilibrés une excellente adaptation au sol accompagnée d'une vigueur exceptionnelle ;
- une fertilité femelle moyenne non négligeable, mais ne dépassant pas une graine par fruit ; sa capacité de production de café marchand diminuée de moitié par rapport à *C. canephora* ;

DISCUSSION

- la bonne qualité de ses cafés pour les critères technologiques (teneur en caféine, granulométrie) et organoleptiques dépendant de gènes à effet additif et d'une obligation de traiter ces fruits à pulpe épaisse par la voie humide ; le café Arabusta est très proche de l'Arabica ;
- des modes de reproduction variés suivant les combinaisons hybrides - allogames pour les kawisaris et autogames pour les autres ;
- une compatibilité et affinité de greffe avec les caféiers cultivés et avec la plupart des caféiers sauvages.

Les hybrides arabusta sélectionnés d'après leur équilibre phénotypique et leur fertilité constituent un nouveau groupe de matériel qu'il est nécessaire de garder en collection. Pour certaines espèces sauvages comme *C. congensis* de conservation difficile en condition de culture du *C. canephora* dans les collections et ayant la plus grande affinité biologique avec *C. arabica* due peut-être à des introgressions de gènes entre *C. arabica* et *C. congensis*, les arabusta *l. s.* sont une sécurité de conservation de gènes congensis sous forme hybride. L'extension de cette technique de conservation de gènes sous forme arabusta peut être développée pour toutes les espèces diploïdes mineures difficiles à conserver ou menacées de disparition.

Grâce à sa fertilité significativ, l'arabusta peut être cultivé dans des aires marginales où il ne sera pas concurrencé par ses espèces parentales. Son enracinement puissant et sa vigueur le rendent supérieur au *C. canephora* en culture pour résister à la sécheresse en condition de lisière savane-forêt, ou aux modifications climatiques allongeant la saison sèche. De plus, en moyenne altitude l'arabusta est une solution plus intéressante que le robusta car il produit un café de meilleur qualité.

B. Les introgressions et le flux de gènes entre *C. arabica* et les *Coffea* 2x

La barrière aux échanges géniques entre *C. arabica* et les autres caféiers n'est pas très prononcée. Néanmoins dans la zone écogéographique d'origine, *C. arabica* est bien isolée physiquement des autres caféiers. Bien qu'il existe une grande ressemblance génomique entre les groupes de caféiers, le contrôle des échanges géniques de *C. arabica* avec les caféiers diploïdes s'organise de différentes manières d'après :

- la réussite des croisements dépendant du niveau de ploïdie et du sens de l'hybridation pour donner des hybrides viables ;
- la fertilité des hybrides et les potentiels de production montrant des différences de flux géniques suivant les groupes génomiques, les espèces et les individus ;
- les modes de reproduction des hybrides comparativement à *C. arabica* autogame.

1. Les introgressions 2x vers 4x

a. Les fécondations naturelles

Les croisements naturels entre cytotypes 4x et 2x vivants en contact sont d'une manière générale assez communs (Stebbins, 1958). Les caféiers n'échappent pas à la règle. Ainsi *C. arabica* (faiblement allogame) implanté en champ avec les autres espèces peut être fécondé naturellement avec le pollen de celles-ci. Les hybridations les plus courantes conduisent à des triploïdes naturels de *C. arabica* x caféiers diploïdes (Cramer, 1957) à cytoplasme de *C. arabica*. Nous les avons observés avec une assez grande fréquence dans les vieilles plantations mixtes d'*arabica* et de *robusta* en Nouvelle-Calédonie (Charmetant et Le Pierrès, 1991). Même si le taux d'allopollinisation interspécifique n'est pas négligeable (évalué à 5,7 % dans une ambiance pollinique *C. canephora*), les jeunes hybrides triploïdes obtenus sont fortement contre-sélectionnés : perte presque totale des graines hybrides à albumen déficient, quasi-stérilité des 3x qui élimine pratiquement toutes les possibilités de rétrocroisements par les parents et s'oppose au flux de gènes.

Le cas de la Nouvelle-Calédonie est intéressant à considérer. Le climat humide de l'île favorise la germination des graines 3x bien que déficientes. En revanche, l'humidité

permanente favorise la propagation de la rouille qui décime ou réduit la vigueur de l'espèce sensible *C. arabica* ; celle-ci, fragilisée, présente alors de faibles floraisons et fructifications. Au contraire, les hybrides naturels vigoureux et porteurs des gènes de résistance du *C. canephora* seront avantagés. Ils participeront activement aux rétrocroisements successifs avec le parent *C. arabica*. La sélection pour un caractère donné, telle la résistance à la rouille, aboutit à des introgressions naturelles de gènes spécifiques aux diploïdes. L'exemple bien connu de ce type d'introgression est l'hybride de Timor.

La barrière biologique à l'hybridation de *C. arabica* avec les espèces diploïdes n'est pas très forte lorsque ces espèces sont en contact. En milieu isolé, comme dans les conditions naturelles d'Ethiopie, *C. arabica* conserve sa variabilité étroite spécifique d'un type d'adaptation tel que nous le connaissons pour l'altitude. En revanche, *C. arabica* introgressée de gènes spécifiques des diploïdes montre des facultés d'adaptation, en particulier vers les milieux chauds et humides propices à la rouille. Ce flux génique dans des écosystèmes particuliers associé à la rupture de la barrière géographique permet à *C. arabica* d'augmenter sa variabilité naturelle et lui garantit sa survie.

b. La voie triploïde

Nos exemples de croisements comme ceux de la littérature sur les caféiers (Poskin, 1947 ; Léon, 1965 ; Cramer, 1957 ; Carvalho et Monaco, 1968 ; Charrier, 1978 ; Berthaud, 1977), montrent que l'hybridation contrôlée "*C. arabica* x *Coffea* diploïdes" est toujours réalisable. Les espèces sont issues probablement d'un même ancêtre, qui leur aurait transmis un génome initial commun, y compris le *Psilanthopsis kapakata* récemment rattaché par Bridson (1992) aux *Coffea*, et dont l'hybridation réussie avec *C. arabica* a été citée par Carvalho (1959).

Sur *C. arabica* femelle, la réussite des croisements est élevée et très variable, de 14 à 50 graines pour 100 fleurs suivant les espèces. En revanche, une barrière post-zygotique qui s'apparente à de l'incompatibilité post-zygotique au sens de Crowe (1971) et de Stephenson et Bertin (1983) se manifeste par des graines normalement embryonnées mais "squamiformes", à albumen plus ou moins déficient. Cette incompatibilité post-zygotique lors de la réalisation des triploïdes résulte des modifications d'interaction génomique (Lin, 1984) par rapport à la normale : dans un croisement isogénique *C. arabica* x *C. canephora*, au niveau 3x les graines

ont un albumen hybride 5x squamiforme, alors qu'au niveau 4x les albumens 6x sont normaux.

Des mécanismes d'incompatibilité post-zygotiques analogues ont été évoqués chez de nombreux hybrides interspécifiques et intergénériques dont l'un des parents est diploïde et l'autre polyploïde. Par exemple, les F1 de tritcale (hybride entre *Secale cereale* $2n=2x=14$ chromosomes et *Triticum aestivum* $2n=6x=42$) issus de graines mal formées, incapables de germer seules, nécessitent le recours à l'embryoculture *in vitro* (Müntzing, 1980). Les mêmes observations ont été faites chez le complexe polyploïde infraspécifique du Dactyle (*Dactylis glomerata*) (Maceira, 1990), chez le croisement de l'arachide diploïde sauvage x *A. hypogaea* 4x (Company *et al.*, 1982), et même en intraspécifique comme chez le maïs (Stebbins, 1958).

A l'image de nombreux complexes d'espèces qui utilisent le "pont triploïde" comme étape intermédiaire pour le flux de gènes entre les espèces diploïdes et tétraploïdes, les zygotes triploïdes ont une survie limitée et une germination déficiente dues à la mauvaise formation de l'albumen. Encore plus touchés avec la différence de niveau de ploïdie des géniteurs, les croisements réciproques sur femelles diploïdes n'ont pas donné d'hybrides. Toutefois Carvalho et Monaco (1968) ont signalé avoir obtenu 3 hybrides sur *C. canephora* femelle et 3 autres hybrides avec un *C. canephora* femelle introgressé avec *C. congensis*. Mais nous ignorons si ces plantes étaient véritablement triploïdes. Cette situation est fréquente dans les croisements entre cytotypes 2x et 4x quand le géniteur femelle est diploïde : chez les dactyles (Zohary et Nur, 1959 ; Lumaret et Barrientos, 1990 ; Maceira, 1990), chez les blés (Dhalival, 1977 ; Gill et Waines, 1978), et chez la pomme de terre (Hawkes et Jackson, 1992 ; Ortiz et Ehlenfeldt, 1992).

Dans les hybridations interspécifiques, Johnston *et al.* (1980) ont attribué un EBN (ou "endosperm balance number ") à ce comportement pour quantifier un rapport génomique déséquilibré dans l'albumen hybride entre les apports génomiques paternel et maternel. Cependant certains de nos croisements de caféiers donnent des albumens bien développés, tels que ceux avec *C. congensis*, ou ont des pourcentages variables de graines bien formées comme dans les combinaisons avec *congesta*. Le développement de l'albumen pourrait s'interpréter alors comme un marqueur d'affinité entre les génomes.

Le flux génique interspécifique entre cytotypes est donc marqué par le sens du croisement et les espèces. Le filtre "différence de niveaux de ploïdie" favorise uniquement les hybrides sur cytoplasme *C. arabica*. Les transferts génétiques sont également privilégiés avec l'espèce diploïde *C. congensis* affine de *C. arabica*.

c. La voie arabusta

A l'inverse des triploïdes les arabusta *l. s.* s'obtiennent pour toutes les combinaisons tétraploïdes, indifféremment dans les deux sens de croisement. La réussite moyenne des hybridations est comparable à celle relevée pour les triploïdes avec 31 graines hybrides pour 100 fleurs. Les graines hybrides sont parfaitement normales et auraient un embryon 4x et un albumen 6x. Leur granulométrie dépend essentiellement du génotype maternel (en corrélation avec l'aire des feuilles cotylédonnaires des jeunes hybrides). L'équilibrage des niveaux de ploïdie chez les parents des arabusta *l. s.* supprime les contrôles liés au sens du croisement. Cette constatation souligne l'importance du niveau de ploïdie dans l'équilibre cytoplasme-noyau de la graine. Si les parents ont des niveaux de ploïdie identiques, les graines seront normales. Notons également que les hybrides intergénériques tétraploïdes *C. arabica* x *Psilanthus ebracteolatus* 4x obtenus et décrits par Couturon (c. pers.) montrent que les possibilités d'hybridation par la voie tétraploïde sont plus larges que par la voie triploïde.

Des formes hybrides tétraploïdes s'obtiennent aussi lors de fécondations naturelles d'ovules de *C. arabica* par des diplogamètes venant du pollen de caféiers diploïdes, comme nous l'avons constaté en Nouvelle-Calédonie, puisque ces hybrides ont toujours été trouvés seulement dans les semis d'arabica (Charmetant et Le Pierrès, 1991). Ce flux génique conserve le cytoplasme *C. arabica* aux hybrides 4x comme chez les triploïdes.

Le doublement chromosomique des espèces diploïdes a permis de lever la barrière à l'hybridation avec *C. arabica* mâle pour obtenir des hybrides à cytoplasme de caféiers diploïdes, contrairement aux hybridations naturelles (triploïdes et arabusta *l. s.* obtenus par diplogamètes) qui privilégient les arabusta *l. s.* ayant le cytoplasme *C. arabica*.

Ensuite les anomalies de développement jouent le rôle de filtre aux introgressions. Elles sont observées sous plusieurs formes à tous les stades végétatifs dans les arabusta *l. s.*,

spécifiques à certains individus dans certaines familles, ou parfois à tous les individus d'une même famille, mais jamais à un type de combinaison interspécifique arabusta *l. s.* dans sa totalité. Elles ne privilégient donc pas l'association des divers génomes des espèces diploïdes avec les génomes A_1 et A_2 de *C. arabica*. Seulement l'action de certains gènes récessifs présents dans toutes les espèces diploïdes allogames contre-sélectionnent les descendants porteurs de ces allèles.

Les stérilités géniques constatées ont toujours été apportées par plusieurs géniteurs du groupe des espèces diploïdes, parfois par des espèces d'une région géographique donnée. Par exemple, une forme de stérilité liée aux feuilles frisées typiques de certains arabusta *l. s.* est transmise seulement par quelques géniteurs diploïdes appartenant à toutes les espèces présentes en Centrafrique (*C. canephora* dont les caféiers de la Nana, *C. congensis*, *C. dewevrei*), et porteuses probable d'allèles délétères. A l'inverse, l'espèce tétraploïde *C. arabica* n'a jamais été la cause de telle anomalie végétative, mais ne l'a pas empêchée de s'exprimer chez certains arabusta *l. s.*. C'est donc la qualité génétique de quelques caféiers diploïdes renfermant des anomalies génétiques cachées à déterminisme simple relevant de fonctions déficientes, qui s'exprime avec certains géniteurs *C. arabica*.

Les transferts génétiques sont donc organisés à travers les combinaisons interspécifiques pour empêcher le flux de gènes à travers le "pont" de certains génotypes hybrides interspécifiques incapables de se reproduire. Les parents de ces hybrides, porteurs d'anomalies génétiques, ne sont pas utilisables en amélioration par hybridation interspécifique. Ils ne devraient pas être retenus dans les collections réduites ("core collection") en vue d'hybrides par *C. arabica* malgré tout l'attrait qu'ils peuvent présenter par ailleurs pour la conservation des ressources génétiques.

d. Conclusion

Des mécanismes d'isolement reproductif régulent les hybridations entre *C. arabica* et les autres espèces.

En premier lieu, le principal facteur d'isolement de *C. arabica* est sa localisation naturelle en dehors de l'aire de distribution des autres caféiers. En plantation mixte, *C. arabica* possède une phénologie particulière entraînant un décalage de ses floraisons. Enfin le système

de reproduction autogame (et la cléistogamie) de *C. arabica* défavorise la rencontre avec des allogamètes transportés par des pollinisateurs vers cette espèce. Dans les conditions de basse altitude, les croisements interspécifiques avec du pollen *C. arabica* sont rares à cause d'anomalies du développement floral de *C. arabica*..

Cependant, les filtres du système d'incompatibilité interspécifique à l'hybridation de *C. arabica* avec les autres caféiers ne sont jamais étanches. Des hybrides sont obtenus sans grande difficulté, avec des résultats variables selon les espèces. Toutefois, **il n'existe pas d'incompatibilité pré-zygotique à l'hybridation interspécifique de *C. arabica*. Les différences de résultats suggèrent l'existence d'une incompatibilité post-zygotique qui s'exprimerait à des degrés variables pour chaque combinaison suivant la composition génomique hybride du zygote et de l'albumen. Un facteur principal d'isolement reproductif de *C. arabica* est apporté par son niveau de ploïdie original.**

La différence de niveau de ploïdie a bien contribué à isoler *C. arabica* du groupe des caféiers diploïdes. Les hybrides obtenus sont triploïdes ou tétraploïdes. Le flux génique entre les deux ensembles parentaux n'est pas indépendant du sens du croisement. **Les hybridations qui se font dans la nature le plus fréquemment, et qui constituent les intermédiaires aux transferts génétiques entre *C. arabica* et les espèces diploïdes, sont obtenues sur cytoplasme *C. arabica* par la voie triploïde. On assiste là à un flux de gènes asymétrique tel que celui signalé par Keim *et al.* (1989) chez les *Populus*. Le rétrocroisement de ces hybrides avec *C. arabica* n'amène pas de modification du cytoplasme de *C. arabica*.. Le rétrocroisement avec les espèces diploïdes des hybrides produisant des ovules fonctionnels (les triploïdes sont assimilables à des mâles-stériles) permet aussi la conservation de caractères maternels arabica dans le cytoplasme des individus rétrocroisés. **Donc les caractères cytoplasmiques de *C. arabica* n'ont pas pu être apportés par transferts génétiques à partir des espèces diploïdes actuelles, en particulier celles de basse altitude.****

Les preuves de proximités génétiques du cytoplasme de *C. arabica* avec *C. eugenioides* pour les ADN chloroplastiques et mitochondriaux, et avec *C. congensis* pour les ADN mitochondriaux (mais pas les ADN chloroplastiques) ayant été apportées par Berthou (Berthou *et al.*, 1980 ; Berthou *et al.*, 1982), puis confirmées par Lashermes *et al.*

(1993) et Cros (1994), nous pouvons faire l'hypothèse que *C. arabica* s'est différenciée à partir de ces espèces diploïdes, ou dérive avec elles d'un ancêtre commun.

Le flux de gènes asymétrique a eu pour conséquence évolutive, à l'inverse de l'exemple du *Populus* (Keim *et al.* 1989), d'empêcher *C. arabica* d'introgesser des gènes cytoplasmiques des espèces diploïdes favorable à l'adaptation à la basse altitude. Par l'asymétrie naturelle des croisements, les premiers individus *C. arabica* apparus en nombre très restreint ont eu un isolement écologique précède de ses progéniteurs. Ces *C. arabica* de départ avaient une faible variabilité et n'ont eu par la suite que la possibilité d'évoluer de manière isolée comme chez de nombreux polyploïdes. **La création artificielle d'hybrides à fertilité non négligeable (ex. arabusta *l. s.*) sur cytoplasme de diploïdes offre l'opportunité de forcer le flux de gènes permettant l'adaptation de formes *C. arabica* à la basse altitude.**

2. Les introgressions 4x vers 2x

Les introgressions des diploïdes par *C. arabica* n'ont pas été encore entreprises dans les programmes. Tout en s'inscrivant en marge du thème arabusta, elles constituent néanmoins une possibilité d'amélioration des diploïdes cultivés pour apporter par exemple les qualités organoleptiques du café arabica au café de *C. canephora*.

A la différence de l'hybride triploïde *C. arabica* x *C. canephora* à stérilité forte rendant les croisements difficiles avec les diploïdes, la fertilité élevée de l'arabusta, comme celle de l'hybride 6x (triploïde doublé), autorise les premiers rétrocroisements avec *C. canephora*. Un test de croisement de ce type a montré que ceux-ci s'obtiennent sans difficulté en grand nombre en fécondation contrôlée après castration de l'arabusta utilisé comme parent femelle. Les croisements réciproques (non effectués) devraient se heurter aux mêmes problèmes que pour l'obtention d'hybrides F1 3x sur *C. canephora* femelle à cause du niveau de ploïdie 2x du géniteur femelle. Les descendances R1 obtenues sont très hétérogènes et pour la plupart déséquilibrées à cause de leur aneuploïdie. Néanmoins elles présentent un intérêt pour constituer le point de départ du matériel à sélectionner pour l'équilibre végétatif et la fertilité. Les meilleurs individus peuvent entrer dans plusieurs générations de rétrocroisements avec *C. canephora* pour former des lignées aneuploïdes qui favorisent les

échanges chromosomiques de *C. arabica* vers *C. canephora*. Ces aneuploïdes seront à l'origine des lignées de substitution par remplacement portant sur des chromosomes entiers ou des fragments de chromosomes de *C. arabica*, et de lignées d'addition par leur adjonction au génome *C. canephora*.

L'amélioration des diploïdes avait été tentée aussi par la création d'arabusta diploïde en croisant le dihaploïde *C. arabica* par *C. canephora*. Les irrégularités de méiose et la stérilité des dihaploïdes *C. arabica* rendent impossibles de telles hybridations (Berthaud, 1976). Les rares gamètes fonctionnels produits par les dihaploïdes étant non réduits, interdisent des échanges génétiques avec les autres espèces au niveau diploïde. Le nombre de bivalents par cellule mère pollinique ne dépasse pas 6 (Vishveshwara, 1960 ; Grassias et Kammacher, 1975 ; Berthaud, 1976). Si *C. arabica* était un autotétraploïde, les formes dihaploïdes devraient restituer régulièrement les 11 bivalents de son ancêtre diploïde. *C. arabica* aurait donc acquis un facteur de diploïdisation ou serait un amphidiploïde lui donnant un comportement d'espèce diploïde, comme dans les exemples bien connus des *Triticum* 6x (Riley, 1960) ou des *Gossypium* 4x (Louant *et al.*, 1977). Le facteur de diploïdisation de *C. arabica* perd ses propriétés chez le dihaploïde en faisant apparaître des irrégularités de méiose qui le rendent complètement stérile. Des actions de gènes antagonistes au facteur de diploïdisation comme celui des blés polyploïdes (Ph1) rapportées dans la littérature pourraient lever cette stérilité. En particulier chez l'*Agropyron*, Cauderon (1988) a montré l'utilité de gènes antagonistes de certaines espèces d'*Agropyron* au gène Ph1 pour obtenir des recombinaisons auparavant impossibles entre chromosomes homéologues du *Triticum* et de l'*Agropyron*. De telles actions de gènes antagonistes pourraient se trouver dans les dihaploïdes de *C. arabica* plus ou moins introgressés par des espèces diploïdes. Cette recherche serait aléatoire et certainement très difficile. En revanche, pour favoriser les recombinaisons entre les chromosomes de A_1 et A_2 , il y aurait intérêt à prendre les arabusta *l. s.* comme matériel de choix pour la recherche de dihaploïdes. Dans ces hybrides les disjonctions méiotiques de la structure génomique A_1A_2CC recombinent avec plus ou moins d'anomalies les chromosomes de ces deux espèces en donnant des gamètes à nombre voisin de 22. La variabilité de leurs dihaploïdes pourrait faire apparaître des individus à fertilité partielle qui seraient utilisables en rétrocroisement pour améliorer les *C. canephora*.

DISCUSSION

Par ailleurs, au niveau diploïde l'amélioration de *C. canephora* devrait être tentée également avec les espèces diploïdes affines de *C. arabica*, telle, *C. eugenioides*, et surtout l'espèce *C. sp.* Moloundou qui a des nombreuses caractéristiques biologiques communes avec *C. arabica* .

C. Utilité des arabusta *l. s.* pour l'amélioration des caféiers

Les caractéristiques biologiques, agronomiques et technologiques originales des arabusta permettent d'envisager leur utilisation rationnelle pour l'amélioration des caféiers.

1. La conservation des ressources génétiques

Les hybrides créés, sélectionnés d'après leur équilibre phénotypique et leur fertilité, forment un nouveau groupe de matériel indispensable à garder en collection. Pour certaines espèces sauvages comme *C. congensis*, très fragile dans les collections en condition de culture du *C. canephora*, les arabusta *l. s.* assurent la conservation de gènes sous forme de combinaison hybride. L'extension de cette technique de conservation de gènes dans l'arabusta peut être développée pour toutes les espèces diploïdes mineures difficiles à conserver ou menacées de disparition.

L'évaluation des arabusta *l. s.* peut aussi aider au choix des parents diploïdes à garder dans les collections réduites. Par exemple, les études parallèles menées sur les arabusta avec *C. congensis* et les arabusta 3 voies avec Congusta ont permis de déceler des géniteurs *C. congensis* inutilisables en hybridation interspécifique avec *C. arabica* alors qu'ils ont une bonne valeur agronomique (par exemple le 03390). La même remarque s'applique aux arabusta d'un géniteur *C. liberica* (051035) pourtant vigoureux qui donne une majorité de descendants hybrides inviabilés. Cependant la minorité restante de ses descendants s'est classée parmi les hybrides kawisaris les plus fertiles. D'une manière générale, l'expression des gènes chez les autotétraploïdes est complètement modifiée chez l'arabusta : d'abord à la suite des disjonctions-recombinaisons de la méiose de l'autotétraploïde, et ensuite par de nouvelles interactions avec le génome de *C. arabica*. Les populations intraspécifiques diploïdes étant des plus hétérogènes, il est très facile de séparer des groupes de géniteurs suivant leur capacité à produire une majorité d'arabusta équilibrés. Parmi les géniteurs testés dans les grands groupes diploïdes, les meilleurs géniteurs sont : IF181 pour *C. canephora*, 03160 pour *C. congensis*, 051063 pour *C. liberica*, et 05843 pour *C. dewevrei*. Les géniteurs *C. arabica* entraînent au niveau arabusta des différences moins marquées que les espèces diploïdes. Quelques origines de *C. arabica* communiquent des caractéristiques intéressantes aux

arabustas : les souches Ar8, Ar40, Ar33b, et Ar10 apportent un équilibre végétatif satisfaisant ; Ar15 donne toujours les plus faibles teneurs en caféine ; le gène de nanisme de Caturra diminue la taille des arabusta.

2. L'implantation dans de nouvelles zones caféicoles

La fertilité significative de l'arabusta autorise sa culture dans des aires où il ne sera pas concurrencé par ses espèces parentales, comme en moyenne altitude et dans des zones tropicales ne convenant pas aux parents cultivés. Son enracinement puissant et sa vigueur le rendent supérieur au *C. canephora* en culture dans des conditions particulières (IFCC/SATMACI, 1977). Il peut s'adapter aussi bien que le robusta dans des zones à pluviométrie insuffisante. En moyenne altitude, l'arabusta est une solution plus intéressante que le robusta car il produit un café de meilleure qualité. Toutefois sa sensibilité aux parasites comme le borer du bois est un grand handicap.

La vigueur exceptionnelle et la bonne adaptation au sol rendent l'arabusta parfaitement utilisable en porte-greffes. Cette utilisation est d'autant plus judicieuse qu'il ne présente pas d'incompatibilité de greffe avec les caféiers cultivés. Le porte-greffe arabusta confère à *C. arabica* un développement végétatif presque équivalent au robusta en lui permettant d'éviter les parasites du sol (Le Pierrès, obs. pers.), et d'étendre ainsi sa zone de culture vers les moyennes et basses altitudes dans les régions infestées de parasites du sol comme les nématodes notamment. Par exemple au Guatemala (Anzueto *et al.*, 1993) où le greffage des arabicas est nécessaire pour obtenir la résistance aux nématodes, il serait peut-être préférable d'utiliser des porte-greffes arabustas qui sont toujours compatibles de greffe avec *C. arabica* et aussi vigoureux que le robusta.

3. L'introgression de caractères des diploïdes dans *C. arabica*

Les hybrides 3x et arabusta *l. s.* issus du croisement *C. arabica* x *C. sp.* 2x sont utilisables en rétrocroisement avec *C. arabica* . Cependant l'arabusta offre de meilleures possibilités d'introgressions par rapport aux triploïdes grâce à sa plus grande fertilité et à sa richesse génique cytoplasmique puisqu'il est obtenu dans les deux sens de croisement.

a. Quelques exemples d'amélioration de *C. arabica* d'altitude

Les premiers cultivars *C. arabica* introduits dans les pays producteurs ont donné en général satisfaction au début de la culture du point de vue adaptation et production. Mais la base génétique étroite du matériel de départ les rend vulnérables principalement face aux races de rouille (*Hemilea vastatrix*) et à l'antracnose des baies ou CBD (*Colletotrichum kahawae*).

Pour suppléer aux stratégies de lutte chimique, des programmes d'amélioration ont été développés par les introgressions dans les variétés d'arabica de gènes de résistance aux maladies à partir des autres espèces de *Coffea*. Jusqu'à présent les améliorations n'ont concernées que l'introgression d'un petit nombre de gènes.

1) En Colombie les sélectionneurs sont partis du rétrocroisement caturra x hybride de Timor. Après 4 à 6 générations d'autofécondation et de sélection (résistances à *H. vastatrix*), ils ont obtenu la variété "Colombia" qui est diffusée comme un mélange composite des meilleures lignées (Moreno et Castillo, 1987). Parallèlement un autre programme d'amélioration de *C. arabica* est mené à partir des hybrides 3x qui en 3 à 4 générations de rétrocroisement et sélection ont permis une bonne restauration de la fertilité et une introgression de la résistance à la rouille (Orozco, 1989).

2) Le Kenya a construit son programme d'amélioration sur la résistance à la rouille et au CBD, qui sont sélectionnées séparément par rétrocroisement avant de les associer en phase finale dans une variété hybride. La première combinaison réalisée est identique aux rétrocroisements Colombiens pour la résistance à la rouille. La seconde est axée sur l'acquisition d'une résistance double à la rouille et au CBD en partant du croisement de deux cultivars *C. arabica* résistants au CBD : Rume Sudan (qui a aussi introgressé la résistance à la rouille de *C. canephora*) et SL28 (variété de qualité supérieure à la tasse) suivi de plusieurs générations d'autofécondation et de sélection. La variété hybride finale de type "4 voies" cumule les qualités de production, nanisme, et les résistances à la rouille et au CBD (Van Der Vossen, 1977 ; Walyaro, 1983).

3) En Inde, le programme utilise deux séries successives d'introgression, d'abord à partir de *C. liberica*, ensuite de *C. canephora* (Srinivasan et Narasimhaswamy, 1975 ; Srinivasan et Vishveshwara, 1980 ; Sreenivasan et al., 1993). Le premier rétrocroisement concerne la souche S288 (hybride naturel de *C. liberica* résistant au CBD) par la variété Kent

(naine). Cette combinaison a subi plusieurs générations d'autofécondation et de croisements avec d'autres cultivars *C. arabica* pour déboucher sur la sélection de la variété S7-2 (naine résistante au CBD). Celle-ci a été reprise en croisement avec l'hybride de Timor qui a donné la souche S7-3 dont les semences constituent des mélanges de lignées.

4) Au Brésil, l'origine de la résistance à la rouille provient d'un arabusta s. s. (bourbon vermelho x *C. canephora* 4x) rétrocroisé par la variété Mundo-novo ou Caturra vermelho. Plusieurs rétrocroisements avec les mêmes géniteurs *C. arabica* permettent de restaurer la fertilité. La sélection à partir de la génération BC2 a permis d'obtenir dans les deux générations suivantes la variété productrice ICATU, résistante à la rouille et au CBD, tolérante aux nématodes (Monaco et Carvalho, 1975 ; Carvalho *et al.*, 1975).

b. La création d'un caféier cultivé tétraploïde de basse altitude

Les cytotypes tétraploïdes de caféiers sont moins compétitifs en condition de basse altitude que les diploïdes. Un niveau de ploïdie plus bas serait mieux "adapté", à l'image des triticales 6x jugés supérieurs aux triticales 8x (Sanchez-Monge, 1956). Bernard et Bernard (1977) ont par exemple stabilisé des lignées 6x à bon comportement agronomique dans des descendance entre triticales 6x et 8x. Une explication peut être avancée par les interactions nucléoplasmiques. Les études de Kihara (1973) et Maan (1977) chez l'*Aegilotricum* ont montré l'existence d'incompatibilité noyau-cytoplasme différentielle suivant le niveau de ploïdie et le cytoplasme agissant sur la fertilité des gamètes. Maan et Endo (1991) ont montré que les gamètes à cytoplasme d'*Aegilops squarrosa* tendent à accroître les niveaux de ploïdie dans les descendance, à l'inverse des gamètes à cytoplasme de *Triticum aestivum* qui tendent à les réduire. Cependant ces différences initiales d'adaptation peuvent être modifiées par une sélection divergente favorisée par l'augmentation de la vigueur et de la fertilité des tétraploïdes.

Pour l'arabusta, nous envisagerons deux modèles d'amélioration : l'un basé sur les effets favorables du cytoplasme des diploïdes pour la basse altitude, et l'autre faisant état des interactions entre les niveaux de ploïdie de l'embryon et de l'albumen pour obtenir des graines bien formées.

1. L'amélioration basée sur des rétrocroisements dirigés.

La réalisation de ce programme est schématisée dans la figure 34. Elle utilise pour matériel de départ :

- *C. arabica* dont les descendances améliorées et sélectionnées pour la basse altitude serviront de géniteurs aux arabusta ;
- les caféiers diploïdes (espèces et hybrides) dont les individus doublés par la colchicine et triés pour leur valeur en croisement seront hybridés avec *C. arabica* .

Les croisements dirigés successifs conjuguent plusieurs principes :

- la **compétition pollinique** à l'intérieur des pollens hybrides afin de retenir dans les générations le meilleur équilibre gamétique ;
- la **sélection des descendances pour la fertilité femelle**, la morphologie normale et la vigueur pour l'**adaptation en basse altitude (BA)** ;
- du but final tendant à **mettre le génome nucléaire *C. arabica* dans un cytoplasme *C. canephora*** pour augmenter davantage l'adaptation à la basse altitude.

Les arabusta *l. s.* obtenus dans les deux sens de croisement sont sélectionnés d'après leur fertilité pour former deux groupes d'hybrides 4x, à cytoplasme *C. arabica* ou à cytoplasme de caféiers 2x, qui seront géniteurs pour les rétrocroisements.

Une première série de rétrocroisements par des *C. arabica* sélectionnés pour la basse altitude recherche l'amélioration de la fertilité. Elle utilise obligatoirement des arabusta mâles dont les grains de pollen équilibrés interviendront préférentiellement dans les fécondations. Sachant que les gamètes *C. arabica* sont plus homogènes et mieux équilibrés que ceux de l'arabusta, ce sens de rétrocroisement permet la sélection gamétique mâle de l'arabusta par compétition pollinique. La génération R1 à cytoplasme *C. arabica* créée et observée au champ, quoique très variable, est globalement plus vigoureuse et fertile que son homologue réciproque. Cette dernière n'autorisant qu'une sélection gamétique femelle beaucoup moins sévère fait apparaître davantage d'individus déséquilibrés et hétérogènes en R1. Deux à trois cycles de rétrocroisements sur *C. arabica* femelle utilisant la compétition pollinique des hybrides de la génération précédente, suivis à chaque étape de sélection pour la fertilité et

pour la vigueur en basse altitude sont nécessaires pour obtenir des descendance R2 puis R3. Les individus les plus productifs et fertiles seront reproduits par clonage (ex le greffage sur arabusta) pour servir de géniteurs mâles aux nouvelles formes arabusta, ou être cultivés directement comme *C. arabica* de basse ou de moyenne altitude.

La deuxième série de rétrocroisements faite parallèlement à la première vise à conserver le cytoplasme des diploïdes dans les générations successives. Plusieurs solutions peuvent être adoptées : soit prendre des arabusta femelles de départ ayant le cytoplasme de diploïde, soit croiser des tétraploïdes avec du pollen d'arabusta en faisant intervenir la compétition pollinique des gamètes hybrides comme dans la série de rétrocroisements précédents. Pour éviter un retour trop net vers les tétraploïdes, la solution de partir d'arabusta femelle à cytoplasme de diploïde est sûrement préférable. Mais elle demandera davantage d'efforts de sélection et plus de générations de rétrocroisements (4 ou 5) avant la restauration de la fertilité à cause des déséquilibres gamétiques femelles plus grands chez les hybrides que chez *C. arabica*. La phase finale de cette série de rétrocroisements doit conduire à des géniteurs Rtx à utiliser comme parents femelles aux nouvelles formes arabusta.

Les nouvelles formes arabusta sont obtenus en croisant les produits finaux des deux séries de rétrocroisements précédents. Elles peuvent être multispécifiques et spécialement sélectionnées pour la basse altitude. Leur obtention sur cytoplasme de diploïde et l'intégration en croisement de génomes remaniés à chromosomes ayant déjà exprimés une certaine compatibilité sont de bons gages pour l'amélioration de la fertilité et d'un meilleur comportement agronomique en basse altitude. Les sélections pour plusieurs caractères agronomiques et de fertilité dans les générations successives G1, G2, G3, ... prévoient le rétablissement de l'équilibre biologique comme chez les autotétraploïdes de *C. canephora* (Capot, 1972) et l'amélioration de la fertilité et des qualités technologiques pour leur utilisation agronomique.

DISCUSSION

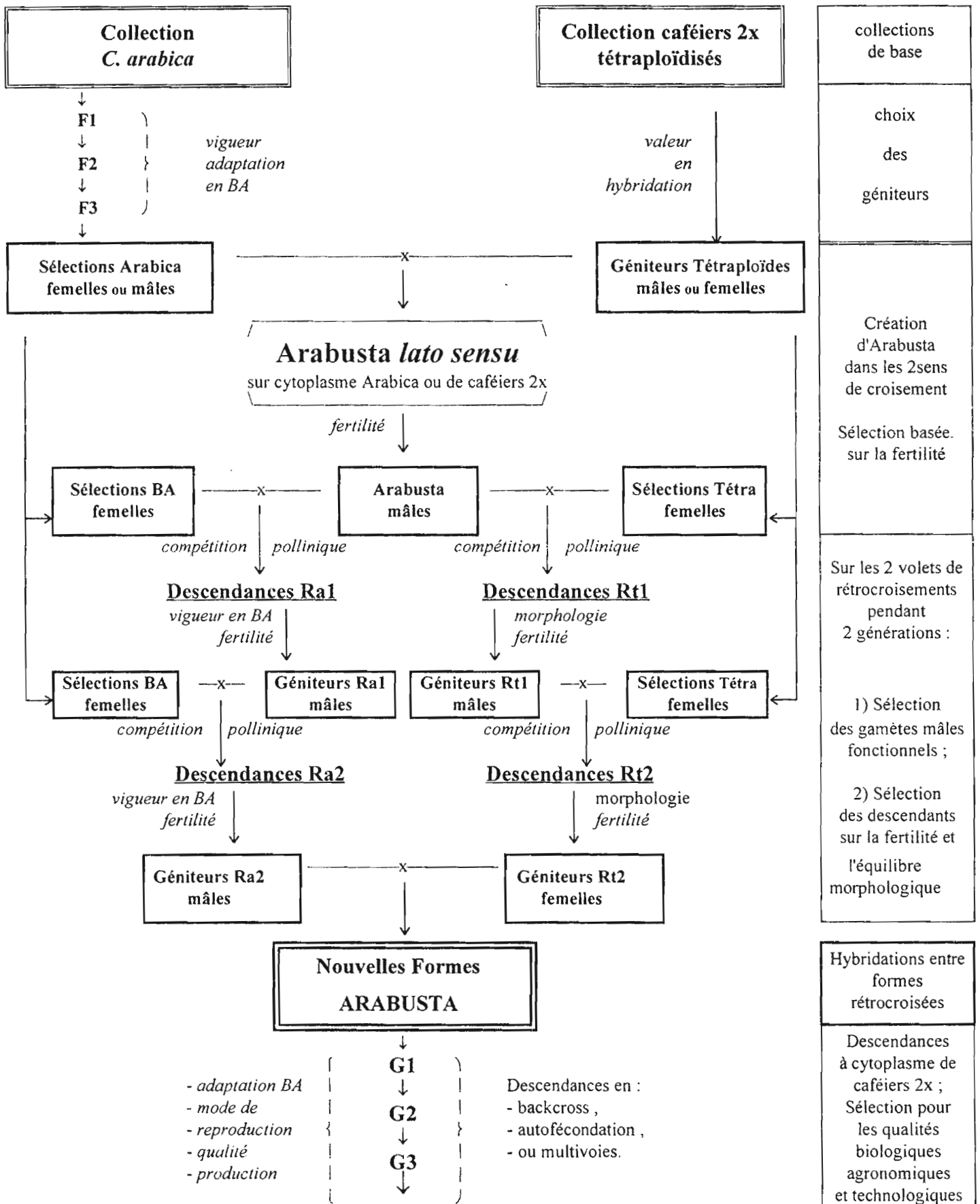


Figure 34 : Proposition d'utilisation des descendances d'arabusta pour la création de formes hybrides 4x adaptées à la basse altitude

2. L'amélioration basée sur le sauvetage d'embryons des descendants d'arabusta

La stérilité zygotique tardive des arabusta a une conséquence sur le flux de gènes entre les deux espèces parentales car elle aura pour rôle d'éliminer dans les descendance les associations chromosomiques incompatibles au niveau des albumens pour donner des loges vides dont les embryons ne pourront pas vivre. D'après plusieurs observations, les descendance arabusta x arabusta (en FL ou en AF) sont des plus hétérogènes. Il apparaît des phénotypes : arabica, tétraploïde, arabusta, et des formes hybrides totalement remaniées. Sous l'effet d'un facteur de diploïdisation des génomes A_1 et A_2 , les fréquences théoriques des phénotypes attendues dans la G_1 d'arabusta dépendent des types de descendance (arabusta x arabusta, et les deux sens de rétrocroisement avec *C. arabica*) (tableau 92).

Tableau 92 : Proportions théoriques des phénotypes attendus des types de descendance d'arabusta s. s.

Phénotypes G_1 d'arabusta	arabusta x arabusta	BC par du pollen <i>C. arabica</i>	BC sur femelle <i>C. arabica</i>
arabica	1/6	1/2	1/2
tétraploïde	1/6		
arabusta s. s.	1/3	1/2	1/2
chromosomes recombines (à génome C)	1/3		
chromosomes recombines (à génomes $A_1 A_2$) *	avortés (loges vides)	avortés (loges vides)	avortés (loges vides)

* structures génétiques ressemblant à celle d'un triploïde *C. arabica* x *C. canephora*

Suivant les informations recueillies par observation de la formation de l'albumen, les formes parentales arabica ne sont pas avantagées en basse altitude, et les formes recombines ayant le génome composite $A_1 A_2$ sont inexistantes suite à l'avortement des albumens. Il en résulte que le flux génique ne se fait qu'en faveur du génome C de *C. canephora* diploïde, et que le flux du génome de l'arabica vers les caféiers de basse altitude ne se fait pas naturellement. Il en est de même des rétrocroisements avec *C. arabica*. Trouver une forme ayant introgressé les génomes $A_1 A_2$ reste irréalisé actuellement. Cette constatation explique pourquoi il n'est pas possible de trouver des formes naturelles contenant au moins un génome

DISCUSSION

complet (A_1+A_2) *C. arabica* qui aurait pu évoluer et se recombiner avec les génomes des caféiers diploïdes pour avoir des formes "arabica" adaptées à la basse altitude.

Les seules formes viables contenant le génome (A_1+A_2) de l'arabica resynthétisent l'arabusta *s. s.*, ce qui ne permet pas de débloquent la stérilité vers des formes fertiles.

Les formes les plus intéressantes pour une évolution favorable et efficace seraient les graines recombinaées à albumen avorté ayant 3 génomes composites ($A_1A_2 / A_1A_2 / A_1A_2$). Pour l'amélioration et la création de formes arabica adaptées en basse altitude à partir des descendances d'arabusta *s. s.*, il y a intérêt à sauvegarder artificiellement les embryons des loges vides obtenues en quantité importante sur arabusta femelle dans les rétrocroisements ou dans les descendances inter-arabusta *s. s.*

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

Depuis sa création dans les années 60 par Capot (1972), l'arabusta *s. s.* figurait comme un exemple d'hybride interspécifique semi fertile. Beaucoup d'espairs d'amélioration de la fertilité avaient été fondés pour son exploitation directe. Son étude approfondie étendue à l'élargissement de sa base génétique par la création d'arabusta *l. s.* a permis de mieux préciser sa variabilité pour différents caractères biologiques, agronomiques et technologiques. Les arabusta F1 constituent désormais un nouveau groupe de caféiers hybrides variables apportant des caractéristiques propres et capables se reproduire entre eux et avec les espèces parentes.

Les hybridations au niveau 4x de type *C. arabica* x *C. sp.* confortent les études entreprises par l'ORSTOM de la diversité des caféiers. Elles utilisent la variabilité génétique des *Coffea* de nos collections. Les multiples combinaisons interspécifiques réalisées en collaboration ORSTOM / CIRAD / IDEFOR contribuent maintenant à une meilleure compréhension des interactions génomiques des deux génomes de *C. arabica* avec un double exemplaire de génome d'espèce(s) 2x au sein des arabusta *l. s.*, et par déduction, de la structure génétique des espèces diploïdes croisées avec *C. arabica*. Ces hybrides 4x, de création facile pour toutes les combinaisons étudiées, ont une méiose perturbée se rapprochant de celle des autotétraploïdes, et complètement différente de celle du parent 4x naturel *C. arabica* qui a un comportement diploïde. Tous les génomes de *Coffea* sont très proches et dériveraient donc du même génome ancêtre. Toutefois, la variabilité non négligeable exprimée dans les configurations méiotiques suivant les espèces diploïdes de départ indiquent de légères modifications génomiques entre les espèces touchant très peu de chromosomes ou des fractions de chromosomes. Les irrégularités méiotiques provoquent chez tous les arabusta *l. s.* des fertilités imparfaites au niveau mâle (qualité du pollen) et femelle (écailles et loges vides) qui limitent de ce fait la productivité de ces hybrides. L'amélioration significative de la fertilité au niveau F1 par la l'utilisation de la diversité génétique semble donc compromise. La synthèse des données biologiques par rapport à l'arabusta *s. s.* montre que les meilleures équilibres méiotiques et la meilleure fertilité s'observent chez les arabusta avec *C. congensis*, à l'opposé des hybrides kawisaris (les arabusta avec *C. liberica* et *C. dewevrei*) qui sont les moins fertiles. L'ensemble des résultats est également en accord avec l'hypothèse d'une faible différenciation entre les deux génomes de *C. arabica* qui proviendraient selon Lashermes *et al.* (1995) de deux espèces voisines de *Coffea*. Cependant l'expression des

CONCLUSION GENERALE

facteurs de régularisation de la méiose existant chez cette espèce tétraploïde n'est jamais transmise à la première génération F1 arabusta *l. s.*.

Les arabusta *l. s.* sont caractérisés par leur mode de reproduction. Ils sont autofertiles comme l'arabusta *s. s.* sauf les kawisaris qui sont autostériles à cause d'une auto-incompatibilité post-zygotique. La variabilité intradescendance conduit à la sélection des meilleurs individus qui sont reproduits obligatoirement par clonage. La production des arabusta *l. s.* est très variable mais loin d'être négligeable puisque les sélections d'arabusta *s. s.* produisent environ 50 % d'un *C. canephora* cultivé. Les caractères parentaux de qualité des cafés se transmettent au café Arabusta au même titre que dans un croisement intra-spécifique. En particulier les qualités sont intermédiaires entre *C. arabica* et les caféiers 2x pour les teneurs en caféine et le goût.

Le recours au doublement chromosomique des diploïdes avant leur hybridation avec *C. arabica* ne serait pas la meilleure manière pour créer des arabusta. En effet les irrégularités de méiose des autotétraploïdes (Grassias, 1980) entraînent des perturbations dans la formation de leurs gamètes qui sont très hétérogènes du point de vue contenu génétique et souvent aneuploïdes. Les arabusta qui en dérivent seraient déjà le résultat d'un premier brassage du matériel génétique du parent diploïde tétraploïdisé. Ceci expliquerait l'hétérogénéité intradescendance. L'emploi des diplogamètes aurait été préférable, car il conserve l'intégralité des deux génomes présents dans le diploïde par la production de diplogamètes équilibrés "FDR" ou/et "SDR". Cependant, la dizaine d'arabusta obtenue par cette méthode n'a pas montré une fertilité supérieure aux témoins. Il est fort probable que seuls les gamètes équilibrés auraient été privilégiés dans les fécondations avec *C. arabica*, ce qui est un avantage pour la sélection des arabusta, mais complique l'étude. Les résultats acquis permettent aussi de remonter aux géniteurs et d'apporter des informations sur la valeur en hybridation pour l'évaluation génétique du matériel en collection.

Les recherches sur les arabusta apportent des réponses aux différentes voies d'amélioration des caféiers cultivés polyploïdes (*C. arabica*) et diploïdes (*C. canephora*). Hormis son intérêt comme porte-greffe, l'arabusta n'est pas utilisable directement en production. Par sa fertilité moyenne, il constitue néanmoins la première étape pour

CONCLUSION GENERALE

l'introggression de caractères des caféiers diploïdes chez *C. arabica*, et aussi la création de nouveaux tétraploïdes artificiels pour la basse altitude.

Les informations recueillies sur les F1 4x paraissent nous donner une bonne évaluation des arabusta *l. s.*. Celle-ci a nécessité de nombreuses années pour faire entrer dans le programme de recherche le matériel végétal de départ au fur et à mesure des collectes de prospection, suivies de la tétraploïdisation des diploïdes, et de l'étude au champ des hybrides sur plusieurs récoltes. La variabilité de fertilité limitée et la richesse génétique des arabusta *l. s.* regroupés en collection de travail justifient maintenant l'arrêt de la création de ces hybride F1 qui ne peuvent être exploités tel quel. En revanche, les données sur les trois premières générations des descendances sous divers modes de reproduction (Le Pierrès et Yapo, 1993) et l'analyse de leur production gamétique laissent présager une restauration de la fertilité dans les descendances successives d'arabusta. L'étude de ces descendances au travers des introgressions et du flux de gènes est donc dorénavant à privilégier dans la suite logique du programme arabusta.

Notre travail sur les F1 concerne deux aspects complémentaires de recherche sur les ressources génétiques : d'une part l'évaluation de la diversité des caféiers à travers les combinaisons interspécifiques de *C. arabica* croisé avec les espèces 2x, d'autre part l'utilisation de cette diversité pour l'amélioration des caféiers. L'ensemble des résultats acquis nous conduit à proposer des voies d'introggression ayant pour carrefour les arabusta *l. s.*. Dans cette optique sur la base d'une récente prospection d'hybrides naturels *C. arabica* x *C. canephora* (Charmetant et Le Pierrès, 1991), le prolongement du programme d'amélioration est projeté par l'étude des introgressions et du flux de gènes entre les deux espèces cultivées en Nouvelle-Calédonie. L'utilisation de la cartographie du génome des diploïdes viendra également en appui à l'amélioration et à la connaissance de l'évolution des *Coffea*.

En définitive, comme chez les autres plantes cultivées polyploïdes, utilisant le complexe multispécifique pour améliorer la fertilité grainière (ex. : blés, cotonniers), les hybridations interspécifiques 4x des *Coffea* ne sont pas originales. Elles ont des problèmes classiques de stérilité et des solutions de restauration de la fertilité par les introgressions en quelques générations successives de descendances.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A.D.D.A.D., 1981 - Association pour le développement et la diffusion des données, Paris.
- AHLOOWALIA B.S., 1977 - Hybrids between tetraploid Italian and perennial ryegrass. Theor. Appl. Genet., 49, 229-235.
- ALLARD R.W., 1960 - Principles of plant breeding. Ed. Wiley, New York et Londres, 485 pp.
- ALVIM P.de T., 1960 - Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. Science, 132, 3423.
- AMOUKOU A.I., 1993 - Barrières à la reproduction entre mils penicillaires sauvages et cultivés (*Pennisetum Glaucum* (L.) R. Br.). Thèse ENAR (Rennes), 129 pp et annexes.
- ANTHONY F., 1991 - Les ressources génétiques des caféiers : collecte, gestion d'un conservatoire et évaluation de la diversité génétique. Thèse de Doctorat en Sciences (Université de Paris XI), Orsay, 249 pp, ann., ph., tables.
- ANTHONY F., CLIFFORD M.N., NOIROT M., 1993 - Biochemical diversity in the genus *Coffea* L.: Chlorogenic acids, caffeine and mozambioside contents. Genetic Ressources and Crop Evolution (à paraître)
- ANTHONY F., COUTURON E., DE NAMUR C., 1985 - Les caféiers sauvages du Cameroun. Résultats d'une mission de prospection effectuée par l'ORSTOM en 1983. ASIC (Paris), 12e colloq., Lomé, 495-505.
- ANTHONY F., LE PIERRES D., 1987 - La diversité génétique de l'espèce *Coffea congensis* Froehner. Evaluation en Côte d'Ivoire de caféiers sauvages originaires de République Centrafricaine. Café Cacao Thé (Paris), 31, 251-266.
- ANZUETO F., ESKES A.B., SARAH J.L., DECAZY B., 1993 - Résistance de quelques descendances de *C. arabica* et *C. canephora* vis-à-vis de deux populations de *Meloidogyne* spp., originaires du Guatemala et du Brésil. ASIC (Paris), 15e colloq., Montpellier, 338-349.
- AUBRESPY G., 1987 - La caféine : utilisations thérapeutiques et dosages biologiques. Thèse de doctorat en pharmacie, Aix-Marseille, 44p..
- AYOTTE R., HARNEY P.M., SOUZA MACHADO V., 1987a - The transfer of triazine resistance from *Brassica napus* L. to *B. oleracea* L.. I. Production of F1 hybrids through embryo rescue. Euphytica, 36, 615-624.
- AYOTTE R., HARNEY P.M., SOUZA MACHADO V., 1987b - The transfer of triazine resistance from *Brassica napus* L. to *B. oleracea* L.. II. Morphology, fertility and cytology of the F1 hybrids. Euphytica, 37, 189-197.
- BALAGA H.Y., GUZMAN E.V., 1971 - The growth and development of cocnut "Makapuno" embryos *in vitro*. II. Increased root incidence and growth in response to media composition and to sequential culture from liquid to solid medium. The Phil. Agric., 53(10), 551-565.
- BAUDOIN J.P., 1981 - Observations sur quelques hybrides interspécifiques avec *Phaseolus Lunatus* L.. Bull. Rech. Agron., Gembloux, 16, 273-286.
- BERNARD M., BERNARD S., 1977 - Methods of gene transfer from bread wheat and rye to hexaploid *Triticale*. In : Interspecific hybridization in plant breeding, Ed. Sanchez-Monge E. and Garcia-Olmedo F., Proc. Congr. Eucarpia, 8th, 181-190.
- BERTHAUD J., 1976 - Etude cytogénétique d'un haploïde de *Coffea arabica*. Café Cacao Thé (Paris), 20, 91-96.
- BERTHAUD J., 1977 - L'hybridation interspécifique entre *Coffea arabica* L. et *C. canephora* Pierre. Obtention et comparaison des hybrides triploïdes, Arabusta et hexaploïdes. Thèse Doct.3e cycle (Paris XI), Orsay, juin, 54 pp, annexes / Mult. ORSTOM (Bondy) / Café Cacao Thé (Paris), 1978, 22 (1)- 3-12, (2)- 87-112.
- BERTHAUD J., 1980 - L'incompatibilité chez *Coffea canephora*. Méthode de test et de déterminisme génétique. Café Cacao Thé (Paris), 24, 267-274. / ASIC (Paris), 9e Colloq., Londres, 517-526.
- BERTHAUD J., 1986 - Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes. Evaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application. Travaux et Documents ORSTOM (Paris), 188, 379 p..

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 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 (Paris), 27, 245-258.
- BERTHAUD J., CHARRIER A., 1987 - Genetic resources in *Coffea*. in : Coffee, vol.4 Agronomy, Edit. by R.J. Clarke et R. Macrae, Elsevier Applied Science (londres), 1-42.
- BERTHAUD J., CHARRIER A., GUILLAUMET J.-L., LOURD M., 1984 - Les caféiers. in PERNES. Manuel de Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 1. Monographies, A.C.C.T. (Paris), 45-104.
- BERTHAUD J., GUILLAUMET J.-L., 1978 - Les caféiers sauvages en Centrafrique. Résultat d'une mission de prospection (Janvier-Février 1975). Café Cacao Thé (Paris), 22, 171-186.
- BERTHAUD J., GUILLAUMET J.-L., LE PIERRES D., LOURD M., 1980 - Les caféiers sauvages du Kenya. prospection et mise en culture. Café Cacao Thé (Paris), 24, 101-112.
- BERTHOU F., 1975 - Méthode d'obtention de polyploïdes dans le genre *Coffea* par traitements localisés de bourgeons à la colchicine. Café Cacao Thé (Paris), 19, 197-202.
- BERTHOU F., MATHIEU C., VEDEL, 1982 - Variation dans l'ADN des organites cellulaires dans les principales espèces de *Coffea* : Analyse des ADN chloroplastiques et mitochondriaux à l'aide des enzymes de restriction. ASIC (Paris), 10e colloq., Salvador, 421-431.
- BERTHOU F., MATHIEU C., VEDEL F., 1983 - Chloroplast and mitochondrial DNA variation as indicator of phylogenetic relationships in the genus *Coffea* L.. Theor. Appl. Genet., 65, 77-84.
- BERTHOU F., TROUSLOT P., HAMON S., VEDEL F., QUETIER F., 1980 - Analyse en électrophorèse du polymorphisme biochimique des caféiers. variation enzymatique dans dix-huit populations sauvages. variation de l'ADN mitochondrial dans les espèces. *Coffea canephora*, *C. eugenioides* et *C. arabica*. Café Cacao Thé (Paris), 24, 313-326.
- BETTENCOURT A.J., 1984 - Caracteristicas agronomicas de seleccoes derivadas de cruzamentos entre hibrido de Timor e as variedades Caturra, Villa Sarchi e Catuai. C.I.F.C. (Oeiras), Simposio sobre Ferrugens do Cafeeiro, 353-373.
- BOTHMER R.von, LINK J., LANDSTRÖM T., 1986 - Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. I. Diploid combinations. Can. J. Genet. Cytol., 28, 525-535.
- BOUDRAND J.N., 1974 - Le bouturage du caféier *Canephora* à Madagascar. Café Cacao Thé (Paris), 18, 31-48.
- BOUHARMONT J., 1959 - Recherche sur les affinités chromosomiques dans le genre *Coffea*. INEAC (Bruxelles), Série Sci., 77, 94 pp.
- BRIAN C., DURON M., 1971 - Contribution à l'étude de l'incompatibilité au greffage des combinaisons poirier-cognassier. I. Etude du processus d'union sur du matériel herbacé. Ann. Amélior. Plantes, INRA (Paris), 21, 445-463.
- BRIDSON D., 1987 - Nomenclatural notes on *Psilanthus*, including *Coffea* sect. *Paracoffea* (*Rubiaceae* tribe *Coffeae*). Kew Bulletin (Royal Botanic Garden), 42, 453-463.
- BRIDSON D., 1994 - Additional notes on *Coffea* (*Rubiaceae*) from tropical East Africa. Kew Bulletin (Royal Botanic Garden), 49, 331-342.
- BRIDSON D., VERDCOURT B., 1988 - *Coffea*. In Flora of Tropical East Africa. Rubiaceae (Part 2), R.M. Polhill Ed., A.A. Balkema (Rotterdam), 703-723.
- BROSSIER J., 1965 - La sélection de porte-greffe du poirier dans les populations naturelles de Cognassier. II. Sélection de Cognassiers porte-greffes du poirier. Ann. Amélior. Plantes, INRA (Paris), 20, 373-404.
- CAPOT J., 1964 - La pollinisation artificielle des caféiers allogames et son rôle dans leur amélioration. Café Cacao Thé (Paris), 8, 75-88.
- CAPOT J., 1966 - La production de boutures de clones sélectionnés de caféiers *Canephora*. Café Cacao Thé (Paris), 10, 219-227.
- CAPOT J., 1972 - L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire. Les hybrides Arabusta. Café Cacao Thé (Paris), 16, 3-18.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CAPOT J., 1975 - Obtention et perspectives d'un nouvel hybride de caféier en Côte d'Ivoire. l'Arabusta. ASIC (Paris), 7e colloq., Hambourg, 449-457.
- CAPOT J., 1977 - L'Amélioration du caféier Robusta en Côte d'Ivoire. Café Cacao Thé (Paris), 21, 233-244.
- CAPOT J., AKE ASSI L., 1974 - Un nouveau caféier hybride de Côte d'Ivoire. Bulletin de I.F.A.N., (Dakar), 36(4), Sér. A. / 1975 Café Cacao Thé (Paris), 19, 3-4.
- CAPOT J., DUPAUTEX B., DURANDEAU A., 1968 - L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire. Duplication chromosomique et hybridation. Café Cacao Thé (Paris), 12, 114-126.
- CARVALHO A., 1959 - Genetica de *Coffea*. XXIV. Mutantes de *Coffea arabica* procedentes da Etiopia. Bragantia (Campinas), 18(25), 353-371.
- CARVALHO A., 1982 - Melhoramento do cafeeiro cruzamentos entre *Coffea arabica* et *C. canephora*. ASIC (Paris), 10e Colloq., Salvador, 363-368.
- CARVALHO A., KRUG C.A., 1949 - Genética de *Coffea*. XII - Hereditariedade da côr amarela da semente. Bragantia (Campinas), 9, 193-202.
- CARVALHO A., MONACO L.C., 1968 - Relaciones geneticas de especies seleccionadas de *Coffea*. Café (Lima), IICA, 9(4), 1-19.
- CARVALHO A., MONACO L.C., VAN DER VOSSEN H.A.M., 1975 - Café Icatu como fonte de resistencia a *Colletotrichum coffeanum*. Ciencia e Cultura (Sao Paulo), 27 (suplemento), 924-932.
- CASTILLO Z.J., MORENO R.G., 1980 - Seleccin cruzamientos derivados del hibrido de Timor en la obtencion de variedades mejoradas de café para Colombia. ASIC (Paris), 9e colloq., Londres, 731-745.
- CAUDERON Y., 1978 - Alloploidy. in : Interspecific hybridization in plant breeding, Edit. E. Sanchez-Monge and F. Garcia-Olmedo, Proceeding of the 8th congress of Eucarpia, Madrid, 131-143.
- CAUDERON Y., 1988 - Hybridation entre blés et Agropyron. Bases cytogénétiques de l'évaluation des Agropyron et des transferts de gènes aux blés, C. R. Acad. Agric. Fr., 74(8), 79-90.
- CEDO M.L.O., DE GUZMAN E.V., RIMANDO T.J., 1984 - Short communication : controlled pollinisation of embryo-cultured makapuno coconut (*Cocos nucifera* L.). The Phil. Agric., 67, 100-104.
- CHARMETANT P., LE PIERRES D., 1991 - Rapport de mission en Nouvelle-Calédonie. Mult. ORSTOM - IRCC/CIRAD, 21 pp, 2 annexes.
- CHARMETANT P., LE PIERRES D., YAPO A., 1985 - La diversification des Arabusta. Bilan de deux campagnes d'hybridation en Côte d'Ivoire. ASIC (Paris), 11e colloq., Lomé, 435-439.
- CHARMETANT P., LE PIERRES D., YAPO A., 1991 - Evaluation d'hybrides Arabusta F1 (caféiers diploïdes doublés x *Coffea arabica*) en Côte d'Ivoire de 1982 à 1989. ASIC (Paris), 14e colloq., San Francisco, 422-430.
- CHARRIER A., 1972 - L'intercompatibilité des clones de caféiers cultivés sur la Côte Est malgache. Café Cacao Thé (Paris), 16, 111-122.
- CHARRIER A., 1978 - La structure génétique des caféiers spontanés de la région malgache (*Mascarocoffea*). Leurs relations avec les caféiers d'origine africaine (*Eucoffea*). Mémoire ORSTOM, (Paris), 87, 223 pp.
- CHARRIER A., 1980 - La conservation des ressources génétiques du genre *Coffea*. Café Cacao Thé (Paris), 24, 249-257.
- CHARRIER A., 1982 - Quelques réflexions sur les possibilités d'amélioration génétique de la qualité des cafés. ASIC (Paris), 10e colloq., Salvador, 369-374.
- CHARRIER A., 1985 - Progrès et perspectives de l'amélioration génétique des caféiers. ASIC (Paris), 11e Colloq., Lomé, 403-425.
- CHARRIER A., BERNARD M., 1981 - Hybridation interspécifique et amélioration des plantes. III.- Amphiploïdes et formes introgressives. Acad. d'Agri. de Fr., extrait du P.V. de la séance du 17 juin 1981, 1025-1040.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHARRIER A., BERTHAUD J., 1975 - Variation de la teneur en caféine dans le genre *Coffea*. Café Cacao Thé (Paris), 19, 251-264.
- CHEVALIER A., 1929 - Les caféiers du globe. I. Généralités sur les caféiers. Encyclopédie Biologique, Ed. Paul Lechevalier, Paris, 196 pp.
- CHEVALIER A., 1940 - Nouveau groupement des espèces du genre *Coffea* et spécialement de celles de la section Eucoffea. C.R.A.S. (Paris), Séance du 4 mars 1940, 210, 357-361.
- 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, 158 pl., 36 pp.
- CHEVALIER A., 1947 - Les caféiers du globe. III. Systématique des caféiers et faux caféiers. Maladies et insectes nuisibles. Encyclopédie biologiques, 28, Fas. III, Paul Lechevalier, Paris, 356 pp.
- CHINNAPPA C.C., 1969 - Observations of the effect of moisture on microsporogenesis in coffee. J. Indian Bot. Soc. (India), 58, 160-166.
- CHINNAPPA C.C., VISHVESHWARA S., 1964 - Central groove in the beans of *Coffea arabica* L.. Indian Coffee, 28, 234-241.
- CLIFFORD M.N., GIBSON C.L., RAKOTOMALALA J.J., CROS E., CHARRIER A., 1991 - Caffeine from green beans of *Mascarocoffea*. Phytochemistry, 30 (12), 4039-4040.
- CLIFFORD M.N., WILLIAMS T., BRIDSON D., 1989 - Chlorogenic acids and caffeine as possible taxonomic criteria in *Coffea* and *Psilanthus*. Phytochemistry, 28(3), 829-838.
- COMPANY M., STALKER H.T., WYNNE J.C., 1982 - Cytology and leafspot resistance in *Arachis hypogaea* x wild species hybrids. Euphytica, 31, 885-893.
- CONAGIN C.H.T.M., 1961 - Microsporogénese, incompatibilidade e esterilidade masculina em *Coffea congensis* Froehner. Bragantia (Campinas), 20, 669-677.
- CONAGIN C.H.T.M., MENDES A.J.T., 1961 - Pesquisas citologicas e geneticas em tres especies de *Coffea*. Auto-incompatibilidade em *Coffea canephora* Pierre ex Froehner. Bragantia (Campinas), 20, 787-804.
- COSTE R., 1955 - Les caféiers et les cafés dans le monde. Ed. Larose (Paris), tome I, 382p, tome II, 1, 372p, 2, 383-894.
- CRAMER P.J.S., 1948 - Les caféiers hybrides du groupe Congusta. Bull. Agri. du Congo Belge (Bruxelles), 39(1), 29-48.
- CRAMER P.J.S., 1957 - A review of literature of coffee research in Indonesia. Ed. Wellman F.L., SIC Ed. IAI of Agric. Sci., Turrialba, 262pp.
- CROS J., 1994 - Implications phylogénétiques des variations de l'ADN chloroplastique chez les caféiers. Thèse d'Un. de Montpellier II Sc. et Tech. du Languedoc, 135 pp, 8 annexes.
- CROWE L.K., 1971 - The polygenic control of outbreeding in *Borago officinalis*. Heredity, 27, 111-118.
- DAGNELIE P., 1970 - Théories et méthodes statistiques - Applications agronomiques. Ed. Les Presses Agronomiques (Gembloux), vol. II.
- DEMARLY Y., 1975 - Amélioration du caféier liée aux progrès génétiques. ASIC (Paris), 7e Colloq., Hambourg, 423-435.
- DEVREUX M., VALLAEYS G., POCHEP P., GILLES A., 1959 - Recherche sur l'autostérilité du caféier Robusta (*Coffea canephora* Pierre). Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. Scientifique, 78, 44 pp, 8 pl..
- DEWEY D.R., 1980 - Some applications and misapplications of induced polyploidy to plant breeding. In : Polyploidy : Biological relevance, Ed. W.H. Lewis, Plenum Press New York and London, 445-470.
- DHALIWAL H.S., 1977 - Basis of difference between reciproqual crosses involving *Triticum boeoticum* and *T. uratu*. Theor. Appl. Genet., 49, 283-286.
- DUBLIN P., 1957 - Recherches sur la floraison et la fructification du caféier de la "Nana". L'Agronomie Tropicale (Paris), 12(2), 173-208.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DUBLIN P., 1960 - Biologie florale du *Coffea dewevrei*. 3e partie. Floraison, pollinisation, fécondation. L'Agronomie Tropicale (Paris), 15(2), 189-212.
- DUBLIN P., 1962 - Le caféier Excelsa en République Centrafricaine. La fructification et le fruit. Café Cacao Thé (Paris), 6, 19-38.
- DUBLIN P., 1967 - L'amélioration du Caféier Robusta en République Centrafricaine. Dix années de sélection clonale. Café Cacao Thé (Paris), 11, 101-138.
- DUCEAU P., 1980 - Critères de sélection pour l'amélioration des hybrides arabusta en Côte-d'Ivoire. ASIC (Paris), 9e colloq., Londres, 603-610.
- DUQUESNE J., 1969 - Etude de la compatibilité de greffe de quelques cultivars de *Prunus armeniaca* Kochen sur divers types de *Prunus*. I. Compatibilité de cultivars "Canino" et "Rouge du Roussillon" sur divers types de *Prunus cerasifera* et hybrides interspécifiques. Ann. Amélior. Plantes, INRA (Paris) 19 (4), 419-441.
- ELGUETA M., 1950 - Un programa de seleccion para *Coffea arabica* IIAS Turrialba, 1, 37-43.
- ESKES A., 1983 - Incomplete resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk. and Br.). Thèse Doct. Landbouwhogeschool, (Wageningen), 140 pp.
- F.A.O., 1969 - Coffee Mission to Ethiopia 1964-1965. FAO (Rome), 200 pp.
- FEARON C.H., HAYWARD M.D., LAWRENCE M.J., 1984 - Self-incompatibility in ryegrass. VIII. The mode of action of action of S and Z allèles in th pollen of autotetraploids of *Lolium perenne* L.. Heredity, 53(2), 415-422.
- FENELON J.P., 1981 - Qu'est ce que l'analyse des données ? Ed. Lefonen (Paris), 311 pp.
- FORESTIER J., 1961 - Sélection et nutrition minérale du caféier Robusta. Café Cacao Thé (Paris), 5, 219-226.
- GILL B.S., WAINES J.G., 1978 - Paternal regulation of seed development in wheat hybrids. Theor. Appl. Genet., 51, 265-270.
- GOTTSCHALK W., 1975 - Polyploidy and its role in evolution of higher plants. *In* : Advances in Chromosome and cell genetics, Ed. SHARMA A.K. et SHARMA A., Oxford et IBA Publishing co, New-Delhi bombay Calcutta, 1-43
- 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. (Paris), 126, Actual. bot., 4, 7-19.
- GRANT V., 1981 - Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York and London, 563 pp.
- GRASSIAS M., 1980 - Etude de la fertilité et du comportement méiotique des hybrides interspécifiques Arabusta *Coffea arabica* x *C. canephora*. Thèse doct. 3e cycle Paris XI (Orsay), Amélior. Plantes, 108 pp, 72 réf.bibliogr., 34 pl., 6 gr., 11 annexes.
- GRASSIAS M., KAMMACHER P., 1975 - Observations sur la conjugaison chromosomique de *Coffea arabica* L.. Café Cacao Thé (Paris), 19, 177-190.
- GRIFFIN A.R., BURGESS I.P., WOLF L., 1988 - Patterns of natural and manipulated hybridization in the genus *Eucalyptus* l'hérit. - A review. Aust. J. BOT., 36, 41-66.
- GUERREIRO FILHO O., 1994 - Identification de gènes de résistance à *Perileucoptera coffeella* en vue de l'amélioration de *Coffea arabica*. Potentiel des espèces diploïdes du genre *Coffea* et des gènes de *Bacillus thuringiensis*. Thèse en Sc. Agro. de l'ENSAM, Montpellier,pp.
- GUILLAUMET J-L., HALLE F., 1967 - Etude de la variabilité du *Coffea arabica* dans son aire d'origine. Rapport de mission ORSTOM dans le Sud-Ouest de l'Ethiopie. Mult. ORSTOM (Adiopodoumé), Abidjan, 54 pp et 13 ph..
- GUZMAN E.V., 1970 - The growth and the development of coconut "macapuno" embryo *in vitro*. I. The induction of rooting. The Phil. Agric., 53(2), 65-78.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 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 affines. *Coffea pseudo-zanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson. Adansonia (Paris), (4e série) 6, 2 (B), 207-223.
- HARLAN J.R., 1971 - Agricultural origins centers et non-centers. Science, 174, 468-474.
- HAWKES J.G., JACKSON M.T., 1992 - Taxonomic and evolutionary implications of the Endosperm Balance Number hypothesis in potatoes. Theor. Appl. Genet., 84, 180-185.
- HENDERSON S.A., LU C, 1968 - The use of hematoxylin for squash preparations of chromosomes. Stain Technology (Baltimore), 43, 233-236.
- HERRERO J., 1951 - Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. J. Hort. Sci. (U.S.A.), 26, 186-237.
- HOTELING H., 1933 - Analysis of a complex of statistical variables into principal components. J. educ. psy., 24, 417-441 et 498-520.
- HUNZIKER J.H., SAIDMAN B.O., NARANJO C.A., PALACIOS R.A., POGGIO L., BURGHARDT A.D., 1986 - Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis*. Forest Ecology and Management, 16, 301-315.
- I.F.C.C., 1963 - les principes de la sélection des caféiers canephoroides et libério-excelsoïdes. Leur application aux travaux des centres de recherches de l'Institut Français du Café et du Cacao en Côte d'Ivoire, à Madagascar et en République Centrafricaine. I.F.C.C. (Paris), Bulletin n°5, 48 pp.
- I.F.C.C., 1978 - Etude de la structure de la variabilité génique des caféiers. Résultats des études et des expérimentations réalisées au Cameroun, en Côte d'Ivoire et à Madagascar sur l'espèce *Coffea arabica* L. collectée en Ethiopie par une mission ORSTOM en 1966. I.F.C.C. (Paris), Bulletin n°14, 100 pp.
- I.F.C.C.-S.A.T.M.A.C.I., 1977 - Le caféier Arabusta produit de la recherche et son utilisation pour le développement de la Côte d'Ivoire. ASIC (Paris), 8e Colloq., Abidjan, 417-424. *In Lilium endosperm. Annals of Botany* (GB), 18, 7-14.
- I.R.C.C., 1981 à 1989 - Relevés météorologiques. *in* : Rapports annuels. Edit. I.R.C.C. Paris.
- JOHNSTON S.A., DEN NIJS T.P.M., PELOQUIN S.J., HANNEMEN R.E.Jr., 1980 - The significance of genetic balance of endosperm development in interspecific crosses. Theor. Appl. Genet., 57, 5-9.
- KAMMACHER P., 1980 - Sur le comportement méiotique des dihaploïdes de *Coffea arabica* L.. ASIC (Paris), 9e colloq., Londres, 717-724.
- KAMMACHER P., CAPOT J., 1972 - Sur les relations caryologiques entre *Coffea arabica* et *C. canephora*. Café Cacao Thé (Paris), 16(4), 289-294.
- KEEP E., PARKER J.H., KNIGHT V.H., 1977 - Interspecific hybridization in black currant breeding. Proc. 8th Eucarpia Congress, Madrid, 345-350.
- KEIM P., PAIGE K.N., WHITHAM T.G., LARK K.G., 1989 - Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*. Occurrence of unidirectional introgression. Genetics, 123, 557-565
- KRUG C.A., CARVALHO A., 1951 - The genetics of *coffea*. Advances in Genetics (San Diego), 4, 127-158.
- KRUG C.A., CARVALHO A., 1952 - Coffee breeding. Report 13th Int. Hort. Cong. (Londres), 2, 1199-1209.
- KRUG C.A., MENDES A.J.T., 1940 - Cytological observations in *Coffea* - IV. Journal of genetics, 39, 189-203.
- KRUG C.A., MENDES J.E.T., CARVALHO A., MENDES A.J.T., 1950 - Uma nova forma de *Coffea*. Bragantia, 10 (1), 11-25.
- LANAUD C., 1979 - Etude de problèmes génétiques posés chez le caféier par l'introgression de caractères d'une espèce sauvage (*C. kianjavatensis*, *Mascarocoffea*) dans l'espèce cultivée *C. canephora* (*Eucoffea*). Café Cacao Thé (Paris), 23, 3-28.
- LANAUD C., 1983 - Phénomènes de non-réduction provoqués par le froid au cours de la microsporogénèse du caféier. Café Cacao Thé (Paris), 27, 259-270.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LANAUD C., ZICKLER D., 1980 - Premières informations sur la fertilité des hybrides pentaploïdes et hexaploïdes entre *C. arabica* (*Eucoffea*) et *C. resinosa* (*Mascarocoffea*). Café Cacao Thé (Paris), 3, 169-176.
- LARSEN K., 1977 - Self-incompatibility in *Beta vulgaris* L.. I. Four gametophytic complementary S-loci in sugar beet. Hereditas, 85, 227-248.
- LASHERMES P., COMBES M.C., CROS J., TROUSLOT P., ANTHONY F., CHARRIER A., 1995 - Origin and genetic diversity of *Coffea arabica* L. based on DNA molecular markers. ASIC (Paris), 16e coll., Kyoto, 8 pp., (sous presse).
- LASHERMES P., CROS J., MARMEY P., CHARRIER A., 1993 - Use of random amplified DNA markers to analyse genetic variability and relationships of *Coffea* species. Genetic Res. and Crop Evol., 40, 91-93.
- LE PIERRES D., 1982 - Obtention de souches de *Coffea arabica* mieux adaptées aux conditions écologiques de basse altitude. ASIC (Paris), 10e colloq., Salvador, 401-406.
- LE PIERRES D., 1987a - Influence des facteurs génétiques sur le contrôle de la teneur en caféine du café. ASIC (Paris), 12e colloq., Montreux, 468-475.
- LE PIERRES D., 1987b - Considérations sur les incompatibilités de greffe pour la culture du caféier. ASIC (Paris), 12e colloq., Montreux, 783-789.
- LE PIERRES D., 1988 - La préparation des échantillons de café en Côte d'Ivoire. Multig. ORSTOM (Abidjan), 6 pp.
- LE PIERRES D., ANTHONY F., 1980 - Les hybrides interspécifiques hexaploïdes *Coffea arabica* x *C. canephora*. Influence du milieu et de la structure génétique sur les potentialités agronomiques. Café Cacao Thé (Paris), 24, 291-296. / ASIC (Paris), 9e colloq., Londres, 563-570.
- LE PIERRES D., CHARMETANT P., 1985 - Relations entre la vigueur, la fertilité et la production des Arabusta. ASIC (Paris), 11e colloq., Lomé, 427-434.
- LE PIERRES D., CHARMETANT P., YAPO A., LEROY T., COUTURON E., BONTEMS S., TEHE H., 1989a - Les caféiers sauvages de Côte d'Ivoire et de Guinée : Bilan des missions de prospection effectuées de 1984 à 1987. ASIC (Paris), 13e colloq., Païpa, 420-428.
- LE PIERRES D., LE ROY F. 1985 - Utilisation de l'air chaud produit par un climatiseur pour le séchage d'échantillons de café en Côte d'Ivoire. Multig. ORSTOM (Abidjan), 11 pp.
- LE PIERRES D., VINCENT J.C., GUYOT B., 1989b - Conséquences des variations biologiques de la teneur en caféine du café vert sur le choix d'une méthode d'échantillonnage pour son dosage. ASIC (Paris), 13e colloq., Païpa, 211-217.
- LE PIERRES D., YAPO A., 1993 - Système de reproduction des Arabusta *lato sensu* et exploitation de leurs descendance pour l'amélioration des caféiers de basse altitude. ASIC (Paris), 15e colloq., Montpellier, 199-208.
- LEBRUN J., 1941 - Recherches morphologiques et systématiques des caféiers du Congo. Mém.t.XI(3), Inst.Royal Colonial Belge (Bruxelles), 184 p.- 19 pl..
- LELIVELD J.A., 1940 - Nieuwe gezichtspunten voor het selectie onderzoek bij soortskruisingen naar aanleiding van cytologische gegevens. Bergcultures (Djakarta), 14, 370-386.
- LEON J., 1965 - Intervarietal hybridization in *Coffea arabica*. IAIAS (Turrialba), 1th Ses. Tech. Work. Party on Coffee Prod.and Prot., Brazil.
- LEROY J.F., 1967 - Recherches sur les caféiers. Sur la classification biologique des caféiers et sur l'origine et l'aire du genre *Coffea*. C. R. Acad. Sci. (Paris), 265, 1043-1045.
- LEROY J.F., 1971 - Réflexions sur l'évolution naturelle et l'évolution artificielle des ressources génétiques végétales, le cas des *Coffea*. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. (Bruxelles), 41, 53-67.
- LEROY J.F., 1980 - Les grandes lignées de caféiers. ASIC (Paris), 9e Colloq., Londres, 473-477.
- LEROY J.F., 1982 - L'origine kenyane du genre *Coffea* et la radiation des espèces de Madagascar. ASIC (Paris), 10e Colloq., Salvador, 413-420.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LEWIS D., MIDLIBOWSKA I., 1942 - Genetical studies in pears IV. Pollen tube growth and incompatibility. *J. Genet.*, 43, 211-222.
- LEWIS W.H., 1979 - Polyploidy in species populations. *in Polyploidy : Biological relevance*, edited by W.H. Lewis, 13, 103-144.
- LIN B.Y., 1984 - Ploidy barrier to endosperm development in maize. *Genetics*, 107, 103-115.
- LOBREAU-CALLEN D., LEROY J.F., 1980 - Quelques données polymorphiques sur le genre *Coffea* et autres genres du cercle des caféiers. *ASIC* (Paris), 9e Colloq., Londres, 479-506.
- LOUANT B.P., MARECHAL R., BEAUDOUIN J.P., 1977 - Les facteurs agissant sur les transferts de matériel génétique chez les hybrides bispécifiques. Principes utiles aux sélectionneurs et perspectives dérivant de l'étude des croisements interspécifiques dans le genre *Gossypium*. *Coton Fibres Trop.*, 32, 39-57.
- LOUARN J., 1975 - Hybrides interspécifiques entre *Coffea canephora* Pierre et *C. eugenioides* Moore. Thèse Doct.3e Cycle Paris XI (Orsay). / *Café Cacao Thé* (Paris), 20, 33-52.
- LOUARN J., 1992 - La fertilité des hybrides interspécifiques et les relations génomiques entre caféiers diploïdes d'origine africaine (Genre *Coffea* L. sous-genre *Coffea*). Thèse d'Etat, Université de Paris-Sud (Orsay), 200 pp, 53 fig., 72 tab., 26 ann.
- LUCAS H , JAHIER J , 1988 - Phylogenetic relationships in some diploid species of Triticineae : Cytogenetic analysis of interspecific hybrids. *Theor. Appl. Genet.*, 75, 498-502.
- LUMARET R., BARRIENTOS E., 1990 - Phylogenetic relationships and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Gramineae). *Plant Syst. Evol.*, 169, 81-96.
- MAAN S.S., 1977 - Cytoplasmic control of cross-incompatibility, and zygotic and sporophytic sterility in interspecific hybrids. *In* : Interspecific hybridization in plant breeding, Ed. SANCHEZ-MONGE E. and GARCIA-OLMEDO F., Proc. Congr. *Eucarpia*, 8th, 201-214.
- MAAN S.S., ENDO T.R., 1991 - Nucleocytoplasmic interactions stabilize ploidy level in wheat interspecific hybrids. *Genome*, 34, 983-987.
- MACEIRA N.O., 1990 - Signification évolutive de la polyploïdie : Mécanismes et conséquences. Exemple de *Dactylis glomerata* L. (Graminacées). Thèse de Doctorat (USTL), Montpellier, 91 pp, 1 annexe de 2 pp.
- MARTIN F.W., 1959 - Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescences. *Stain Technology* (Baltimore), 125-128.
- MATHEW P.K., CHOKKANNA N.G., 1961 - Studies on the intake of water and nutrient during development of flower buds to blossom in coffee. *Indian Coffee*, 25, 264-272.
- MEDINA D.M., CONAGIN C.H.T.M., 1959 - Autoincompatibilidade em *Coffea dewevrei* de Wild. et Th. Dur.. *Bragantia* (Campinas), 18, 283-293.
- MEDINA D.M., CONAGIN C.H.T.M., LONGO C.R.L., 1971 - Technic for chromosome observation in *Coffea* embryos. *Caryologia* (Florence), 24, 365-370.
- MEIFFREN M., 1961 - Contribution aux recherches sur la trachéomycose du caféier en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* (Paris), 5, 28-37.
- MENDES A.J.T., 1939 - Induced polyploidy by treatment with colchicine. *Nature* (London), 3616, 299.
- MENDES A.J.T., 1941 - Cytology observations in *Coffea*. VI. embryo and endosperm development in *coffea arabica* L.. *Amer. J Bot.*, 28, 784-789.
- MENDES A.J.T., 1947 - Observações citológicas em *Coffea*. XI. Métodos de tratamento pela colchicina. *Bragantia* (Campinas), 7, 221-230.
- MENDES A.J.T., 1950 - Observações citológicas em *Coffea*. XV. Microsporogênese em *C. arabica* L.. *Bragantia* (Campinas), 10, 79-87.
- MENDES C.H.T., 1949 - Introdução ao estudo da auto-sterilidade no gênero *Coffea*. *Bragantia* (Campinas), 9, 35-41.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- MITTEMPERGER L., LA PORTA N., 1991 - Hybridization studies in the eurasian species of elm (*Ulmus spp.*). Sylvae Genetica, 40, 237-243.
- MONACO L.C., CARVALHO A., 1963 - Melhoramento do cafeeiro. XXVI. Produtividade de linhagens S₀ à S₄ de "Bourbon vermelho" e respectivos híbridos. Bragantia (Campinas), 22, 117-123.
- MONACO L.C., CARVALHO A., 1975 - Coffee breeding for leaf rust resistance. ASIC (Paris), 7e Colloq., Hambourg, 9-14.
- MORENO RUIZ G., 1989 - Etude du polymorphisme de l'hybride de Timor en vue de l'amélioration du caféier Arabica : variabilité enzymatique et agronomique dans les populations d'origine ; résistance incomplète à *Hemileia vastatrix* dans les croisements avec *C. arabica*. Thèse ENSAM (Montpellier), 153 pp.
- MORENO RUIZ G., CASTILLO ZAPATA J., 1984 - La variedad Colombia - Una variedad de café con resistencia a la roya (*Hemileia vastatrix* Berk y Br.). Cenicafé (Chinchina), Boletín técnico n°9, 27 pp.
- MORENO RUIZ G., CASTILLO ZAPATA J., 1987 - La variété Colombia, un nouveau cultivar de *Coffea arabica*, de type composite, résistant à *Hemileia vastatrix* Berk. et Br.. ASIC (Paris), 12e colloq., Montreux, 657-668.
- MOSELER A., 1989 - Interspecific pollen-pistil incongruity in *Salix*. Canadian J. Forest Res., 19(9), 1161-1168.
- MUNTZING A., 1980 - Problems of allopolyploidy in triticale. In: Polyploidy : Biological relevance, Ed. W.H. Lewis, Plenum Press New York and London, 409-426.
- NAMUR C. (de), COUTURON E., SITA P., ANTHONY F., 1987 - Résultats d'une mission de prospection des caféiers sauvages du Congo. ASIC (Paris), 12ème Colloq., Montreux, 397-404.
- NEIL D.A., 1988 - Experimental studies on species relationships in *Erythrina* (*Leguminosae* : *papilionoideae*). Ann. Missouri Bot. Gard., 75, 886-969.
- NOIROT M., 1978 - Polyploïdisation de caféiers par la colchicine. Adaptation de la technique sur bourgeons axillaires aux conditions de Madagascar. Mise en évidence de chimères périclines stables. Café Cacao Thé (Paris), 22, 187-194.
- ORLIDO N.M., CAPINPIN J.M., 1941 - Morphology and cytology of coffee, The Philippine Agriculturist, vol.XLI, n°1-2, 53-57.
- OROZCO C. F.J., 1976 - Utilización del híbrido triploide de *Coffea arabica* por *C. canephora* en cruzamientos interespecíficos. Cenicafé (Chinchina), 27, 143-157.
- OROZCO C. F.J., 1989 - Utilización de los híbridos triploides en el mejoramiento genético del café. ASIC (Paris), 13e colloq., Paipa, 485-495.
- OROZCO C. F.J., CASSALETT D. C., 1975 - La fertilidad y el diametro de los granos de polen en un híbrido interespecífico de café. Cenicafé (Chinchina), 26, 38-48.
- ORTIZ R., EHLENFELDT M.K., 1992 - The importance of endosperm balance number in potato breeding and the evolution of tuber-bearing *Solanum species*. Euphytica, 60, 105-113.
- OSTERBYE U., 1977 - Self-incompatibility in *Ranunculus acris* L.. II. Four S-loci in a german population. Hereditas, 87, 91-112.
- OWUOR J.B.O., 1979 - A study of morphology, floral biology and fertility of the hybrid to *Coffea arabica*. M. Sci. Thesis, University of Nairobi, 113 pp.
- OWUOR J.B.O., 1985 - Interspecific hybridization between *Coffea arabica* L and tetraploid *C. canephora* P. ex Fr.. II. Meiosis in F1 hybrids and backcrosses to *C. arabica*. Euphytica, 34, 355-360.
- OWUOR J.B.O., VAN DER VOSSSEN H.A.M., 1981 - Interspecific hybridization between *Coffea arabica* L. and tetraploid *C. canephora* P.ex Fr.. I. Fertility in F1 hybrids and backcrosses to *C. arabica*. Euphytica, 30, 861-866.
- PAGACZ E., 1956 - Nouveau progrès dans le bouturage du caféier Robusta. Bull. d'Inf. INEAC (Bruxelles), V(2), 127-139.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- PEARSON K., 1926 - On the coefficient of racial likeness. Biometrika, 18, 105-117.
- PERNES J., 1975 - Le matériel de départ. Structure des populations naturelles. Techniques de prospection. Observation du matériel récolté. Agronomie Tropicale, 30(3), 205-216.
- PERNES J., LOURD M., 1984 - Organisation des complexes d'espèces. in Gestion des ressources génétiques des plantes. tome 2 : Manuel de Gestion des Ressources Génétiques des Plantes, tome 1, Monographies, édité par J. Pernès, A.C.C.T., 7-106.
- POISSON Ch., 1970 - Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium* : transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde. Thèse doct. ès sc., Univ. Paris XI (Orsay) n°697, 76 pp.
- PORTERES R., 1937 - Etude sur les caféiers spontanés de la section Eucoffea. Leur répartition, leur habitat, leur mise en culture et leur sélection en Côte d'Ivoire. Partie I Répartition et habitat (20 p.). Partie II Espèces, variétés et formes (29 p.). Partie III Mise en culture et sélection (23 p.). Stat. Agri. CRA (Bingerville). / Annales Agri. Afr. Occ. et Etr., I 68-91; II, 219-263; III, 405-439.
- PORTERES R., 1946 - Action de l'eau après une période sèche sur le déclenchement de la floraison chez *Coffea arabica* L.. L'Agronomie Tropicale (Paris), 1(3-4), 148-158.
- PORTERES R., 1961 - Prospection agro-écologique des caféiers sauvages et cultivés. (Genetica Agraria, année 1963, 17, 312 -330.). C. R. d'une réun.tech. sur la prosp.et l'introd. des pl., Rome.
- PORTERES R., 1962 - Caféiers de la République de Guinée. Café Cacao Thé (Paris), 6, 3-18.
- POSKIN J.H., 1947 - Etude d'un hybride Robusta-Arabica. C. R. Semaine Agric. Yangambi, Part I - Publ. Inst. Nat. Agron., Congo belge, hors série, 419-423.
- PREWO, R.A., GUGGISBERG A., LORENZI-RIATSCH A., BAUMANN T.W., WETTSTEIN-BATTIG M., 1990 - Crystal structure of Mozambioside, a diterpene glycoside of *Coffea pseudozanguebariae*. Phytochemistry, 29, 990-992.
- RAKOTOMALALA J.J., 1992 - Diversité biochimique des caféiers : Analyse des acides hydroxycinnamiques, bases puriques et diterpènes glycosydiques. Particularités des caféiers de la région malgache (*Mascarocoffea* Chev.). Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier) 187 pp.
- RAKOTOMALALA J.J., CROS E., CLIFFORD M.N., CHARRIER A., 1992 - Caffeine and theobromine in green beans from *Mascarocoffea*. Phytochemistry, 31, 1271-1272.
- RAM A.S., 1983 - A chemotaxonomic study of some species of *Coffea*. Café Cacao Thé (Paris), 27, 183-190.
- RAM A.S., RAMACHANDRAN M., SREENIVASAN M.S., 1981 - Pollen fertility of the interspecific hybrid of coffee. Genetics Plant Breeding and Horticulture, Proceeding of the 4th annual symposium on plantation crops, in Placrosym IV (Bangalore) Ed. Vishveshwara, 406-412.
- RAM A.S., SREENIVASAN M.S., 1981 - A chemotaxonomic study of *Coffea arabica* L. Genetics Plant Breeding and Horticulture, Proceeding of the 4th annual symposium on plantation crops, in Placrosym IV (Bangalore) Ed. Vishveshwara, 368-374.
- REFFYE Ph.(de), DUCEAU P., 1977 - Amélioration de la résistance à la verse du caféier à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux. ASIC (Paris), 8e Colloq., Abidjan, 439-446.
- REFFYE Ph.(de), 1974 - Le contrôle de la fructification et de ses anomalies chez les *Coffea arabica*, robusta et de leurs hybrides Arabusta. Café Cacao Thé (Paris), 18, 237-254.
- REFFYE Ph.(de), 1975 - Formulation mathématique des facteurs de la fertilité dans le genre *Coffea*. Thèse Doct. 3e cycle (Paris XI), Orsay, Amél. des Plantes, 77 pp.
- REYMOND D., 1982 - Utilisation de critères analytiques pour définir la qualité du café boisson. ASIC (Paris), 10e Colloq., Salvador, 159-175.
- RILEY R., 1960 - The diploidization of polyploid wheat. Heredity, 15, 407-429.
- RIVES M., 1971 - Principes d'une étude du déterminisme de la vigueur en vue de la création de variétés nouvelles de porte-greffes de vigueur donnée. Ann. Amélior. des Plantes, INRA (Paris), 21, 5-13.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ROCCA SIERRA D.de, 1992 - *In vitro* embryo rescue of *Actinida* interspecific hybrids. In : Reproductive biology and plant breeding. 13e congr., Eucarpia, Angers, 317-316.
- RODRIGUES C.J., 1975 - The coffee rust : *Hemileia vastatrix* Berk.& Br. and *H. coffeicola* Maubl. et Rog., ASIC (Paris), 7e Colloq., Hambourg, 401-408.
- SALESSES, G., 1978 - Interspecific breeding and cytology in *Prunus* species. What can be expected. In : Interspecific hybridization in plant breeding, Ed. Sanchez-Monge E. and Garcia-Olmedo F., Proc. Congr. Eucarpia, 8th, 389-395.
- SANCHEZ-MONGE E., 1956 - Studies on 42-chromosome *Triticale*. I. production of the amphiploids. Ann. Aula dei, 4, 191-207.
- SCHWARTZ D., 1963 - Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Ed. médicales Flammarion (Paris), 318 pp.
- SINGH A.K., MOSS J.P. 1984 - Utilisation of wild relatives in the genetic improvement of *Arachis Hypogaea* L.. Theor. Appl. Genet., 68, 355-364.
- SINGH A.K., SALAMINI F., UHRIG H., 1989 - Chromosome pairing in 14 F1 hybrids among 11 diploid potato species. J. Genet. and Breed., 43, 1-5
- SOBREVILA C., 1989 - Effect of pollen donors on seed formation in *Espeletiaschltzii* (compositae) populations at different altitudes. Pl. Syst. Evol., 166, 45-67.
- SONDHAL M.R., MONACO L.C., CARVALHO A., 1971 - Novo método de obtenção de poliploída em café usando colchicina. Ciencia e cultura (Sao Paulo), 23 (6 suplemento), 101.
- S.P.S.S., 1978 - University of Chicago.
- SREENIVASAN M.S., 1985 - Cyto-embryological studies of coffee hybrids. ASIC (Paris), 11e colloq., Lomé, 477-488.
- SREENIVASAN M.S., RAM A.S., PRAKASH N.S., 1993 - Tetraploid interspecific hybrids in coffee breeding in India. ASIC (Paris), 15ème Colloq., Montpellier, 226-223.
- SRINIVASAN C.S., VISHVESHWARA S., 1980 - Selection in coffee : Some criteria adopted and results obtained in India. J. Coffee Res. (Chikmagalur), 10 (3), 53-62.
- SRINIVASAN K.H., NARASIMHASWAMY R.L., 1975 - A review of coffee breeding work done at the Government Coffee Experimental Station. Balehonnur - Indian Coffee (Chimagalur), 39, 311-321. Reprint from: Bull., Mysore Coffee Exp. Stn., 20, 1-16, 1940.
- STEBBINS G.L., 1958 - The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. Advances in Genetics ed. DEMEREC, Acad. Press (New York), 9, 147-215.
- STEPHENSON A.G., BERTIN R.I., 1983 - Male competition, female choice, and sexual selection in plants. in *Pollination Biology*, edited by REAL L., Acad. Press Inc., chap.7, 109-149.
- STOFFELS E.H.J., 1936 - La sélection du caféier arabica à la Station de Mulungu. Public. INEAC (Bruxelles), série sci., 11, 41 pp., 14 ph..
- SYBENGA J., 1960 - Genetics and cytology of coffee. A literature review. Bibliographia Genetica, IIAS (Turrialba) 19, 217-316.
- THOMAS A.S., 1942 - The wild Arabica coffee on the Boma plateau, Anglo-Egyptian Sudan. The Empire Journal of Experimental Agriculture, 10, 207-212.
- TOSTAIN S., LE PIERRES D., 1978 - Etude de croisements contrôlés entre différentes origines de *Coffea arabica*. In Etude de la structure et de la variabilité génétique des caféiers, I.F.C.C. (Paris), 14, ORSTOM / IFCC, 78-88.
- VALLAEYS G., 1952 - Le bouturage du caféier Robusta. Bull. d'Inf. INEAC (Bruxelles), 1(1), 205-228.
- VAN DER VOSSSEN H.A.M., 1973 - Coffee breeding in Kenya. Kenya Coffee (Nairobi), 38 (449), 253-256.
- VAN DER VOSSSEN H.A.M., 1977 - Breeding for resistance to coffee berry disease in Kenya. ASIC (Paris), 8e Colloq., Abidjan, 507-508.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- VAN DER VOSSSEN H.A.M., WALYARO D.J., 1980 - Breeding for resistance to coffee berry disease in *Coffea arabica* L.. II- Inheritance of the resistance. Euphytica (Wageningen), 29, 777-791.
- VAN DER VOSSSEN H.A.M., WALYARO D.J., 1981 - The coffee breeding programme in Kenya. A review of progress made since 1971 and plan of action for the coming years. Kenya Coffee (Nairobi), 46, 113-130.
- VESSEREAU A., 1960 - Recherche et expérimentation en agriculture. Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. Nouvelle Encyclopédie Agricole, Ed.Baillière (Paris), tome II, 539 pp.
- VISHVESHWARA S., 1960 - Occurrence of a haploid in *Coffea arabica* Kents. Indian Coffee (Chikmagalure), 24 (3), 123-124.
- VISHVESHWARA S., 1963 - Preliminary report on meiotic irregularities in diploids and diploid interspecific hybrids in coffee. Caryologia (Florence), 16(2), 535-539.
- VISHVESHWARA S., 1975 - Coffee : Commercial qualities of some never selections. Indian Coffee, 39, 366-374.
- VITZTHUM O.G., WEISEMANN C., BECKER R., KOHLER H.S., 1990 - Identification of an aroma key compound in robusta coffees. Café Cacao Thé, 34(1), 27-36.
- WALLER J.M., BRIDGE P.D., BLACK R., HAKIZA G., 1993 - Characterization of the coffee berry disease pathogen, *Colletotrichum kahawae* sp. nov.. Mycol. Res., 97 (8), 989-994.
- WALYARO D.J.A., 1983 - Considerations in breeding for improved yield and quality in Arabica coffee (*C. arabica* L.). Doctoral thesis, Wageningen (The Netherlands), 16 november, 121 pp.
- WHITE F., 1979 - The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytochoria. Bul. Jard. Bot. Natl. Belg., 49, 11-55.
- YAPO A., 1987 - Influence du sens du croisement sur la fertilité et le comportement végétatif des hybrides Arabusta. ASIC (Paris), 12e colloq., Montreux, 433-440.
- ZEVEN A.C., 1980 - Polyploidy and plant domestication : The origin and survival of polyploids in cytotype mixtures. In : Polyploidy : Biological relevance, Ed. W.H. Lewis, Plenum Press New York and London, 385-407.
- ZHANG Y., LESPINASSE Y., SALESSES G., 1988 - Mise en évidence de quelques anomalies méiotiques conduisant à la formation de gamètes mâles non réduits chez le pommier cultivé (*Malus x domestica* Borkh.). Cytologia, 53, 749-755.
- ZOHARY D., NUR U., 1959 - Natural triploids in orchard grass *Dactylis glomerata* L. polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution 13, 311-317.
- ZUNIGA L., 1953 - The possible inheritance of the makapuno conut character of coconut. The Phil. J. Agric., 36, 402-413.

Table des matières

REMERCIEMENTS	1
SOMMAIRE	3
INTRODUCTION	4
CHAPITRE I - PRESENTATION DES CAFEIERS	10
A. Le complexe multispécifique des caféiers.	11
1. Les divisions taxonomiques des caféiers	11
2. Origine des caféiers	13
3. Les ressources génétiques des caféiers	15
a. Les répartitions géographiques des espèces naturelles	15
b. La constitution des collections	16
B. Les relations phylogénétiques entre espèces	20
1. Les recherches des affinités biologiques des espèces	20
2. Les hybridations interspécifiques naturelles des caféiers	23
C. Les hybrides interspécifiques avec <i>C. arabica</i>	25
1. Les formes allopolyploïdes F1	26
2. Les formes introgressives	26
D. L'histoire des arabusta <i>lato sensu</i>	29
1. La découverte des formes 4x dans le monde	29
2. L'arabusta s. s. en Côte-d'Ivoire	33
CHAPITRE II - MATERIEL ET METHODES	35
A. LE MATERIEL VEGETAL	36
1. Le matériel de départ	36
a. Les espèces utilisées	36
1) <i>C. arabica</i>	36
2) Le groupe des caféiers diploïdes de départ	37
b. Les principales caractéristiques des espèces	39
1) Leurs modes de reproduction	39

2) Les principales caractéristiques des espèces	41
3) Valeur technologique des espèces cultivées	42
2. La création de variabilité chez les géniteurs	44
a. L'adaptation à la basse altitude chez <i>C. arabica</i>	44
b. La diversification des géniteurs 4x issus des caféiers 2x	45
1) Croisements contrôlés entre diploïdes	46
2) Générations successives tétraploïdes	47
3. Les hybrides interspécifiques étudiés	49
a. Les arabusta <i>l. s.</i>	49
1) L'arabusta classique (ou arabusta <i>s. s.</i>)	50
2) Les arabusta au sens large (ou arabusta <i>l. s.</i>)	50
b. Les combinaisons réalisées	51
B. LES METHODES EXPERIMENTALES	53
1. Les lieux et conditions climatiques d'étude	53
2. La tétraploïdisation des caféiers diploïdes	56
3. La réalisation des hybridations	57
a. La floraison des caféiers	57
b. Les croisements artificiels	60
1) Préparation des fleurs femelles	60
2) Récolte du pollen	60
3) Pollinisation artificielle	61
4) Le suivi des fructifications hybrides jusqu'à la récolte	61
c. Le contrôle de l'hybridation naturelle chez <i>C. arabica</i>	61
d. Les fécondations témoins	62
4. Les pratiques agricoles	63
a. La multiplication en pépinière	63
b. Les parcelles d'observation	64
c. Les essais agronomiques	64
5. La préparation des échantillons de café	65
a. La préparation par voie humide	65
b. Taille de l'échantillon	66
c. Détermination de la matière sèche	66
C. LES CARACTERISTIQUES ETUDIEES	68
I. La variabilité morphologique	68
a. Les dimensions foliaires :	68
b. Développement végétatif (vigueur)	69
1) en pépinière	69

2) au champ	69
2. La cinétique de la fructification	69
3. Les caractères de fertilité	70
a. La viabilité pollinique	70
1) Technique cytologique.	70
2) L'échantillonnage	71
b. L'analyse de méioses.	71
1) Position du problème	71
2) Technique cytologique	72
c. La fertilité femelle	73
1) Les catégories de cerises formées	73
2) Les données sur fruits mûrs	78
4. Réussite des fécondations contrôlées et modes de reproduction	80
5. Les critères quantitatifs et technologiques de la récolte	81
a. La production	81
b. Le rendement en café marchand	81
c. Le poids de 100 grains de café	81
d. La teneur en caféine	81
e. La qualité organoleptique	81
6. Incompatibilité et affinité de greffes	82
D. L'ANALYSE DES DONNEES	84
1. Statistiques univariées et bivariées	84
2. Analyses multidimensionnelles.	84
a. L'analyse en composantes principales normées (ACP).	85
b. L'analyse factorielle des correspondances (AFC).	85
CHAPITRE III - L'OBTENTION ET L'OBSERVATION DES HYBRIDES	86
A. L'OBTENTION DES HYBRIDES	87
1. La fécondation naturelle de <i>C.arabica</i>	87
a. Les témoins "fécondation libre" (FL)	87
b. L'hybridation naturelle par des pollinisateurs <i>C. canephora</i>	88
2. La réussite des hybridations contrôlées	92
a. Les croisements <i>C. arabica</i> x <i>C. sp.</i> 2x	92
b. Les croisements <i>C. arabica</i> x <i>C. sp.</i> 4x	93
1) L'exemple d'obtention des "kawisaris"	94
2) Le cas général des arabusta <i>l. s.</i>	97
3. Le contenu des graines hybrides	99

a. Le développement embryologique	99
b. les interactions génomiques dans les tissus embryologiques des hybrides	102
B. LA VIGUEUR ET LES CARACTERES VEGETATIFS DES HYBRIDES	105
1. La viabilité et la vigueur au stade juvénile des hybrides en pépinière	105
2. Le polymorphisme végétatif au champ	111
a. L'arabusta <i>s. s.</i>	111
b. Les hybrides kawisaris	112
3. Les caractéristiques foliaires	118
CHAPITRE IV - LA FERTILITE DES ARABUSTA L. S.	121
A. LA VIABILITE POLLINIQUE	122
1. Chez l'arabusta <i>s. s.</i>	122
a. Mise en évidence d'effet génétique	122
b. Précision des mesures de la viabilité pollinique	123
2. Chez les arabusta <i>l. s.</i>	123
3. Critique de la méthode de coloration-viabilité pollinique	124
4. Conclusion	125
B. LES OBSERVATIONS DE MEIOSES	126
1. Chronologie du déroulement de la méiose	126
2. Le comportement méiotique des arabusta <i>l. s.</i>	127
a. L'hybride kawisari : <i>C. arabica</i> x <i>C. liberica</i>	128
b. L'arabusta avec <i>C. congensis</i>	129
c. L'arabusta <i>l. s.</i> 3 voies : <i>C. arabica</i> x <i>congesta</i>	130
3. Interprétation	131
4. Conclusion	134
C. LA FERTILITE FEMELLE LUE SUR LES FRUCTIFICATIONS	135
1. La fertilité de l'arabusta <i>s. s.</i>	135
a. Description des paramètres	135
1) Les catégories de cerises	135
2) Les variables calculées	136
b. Influence de la sélection sur la fertilité des arabusta <i>s. s.</i>	142
c. Effet de la vigueur	144
d. Effet du sens de croisement	145
e. Effet de la sécheresse	146
2. La fertilité des arabusta <i>l. s.</i>	147
a. chez les kawisaris	147

b. Chez les arabusta <i>l. s.</i> : <i>C. arabica</i> x <i>C. stenophylla</i>	148
c. Chez les arabusta <i>l. s.</i> avec <i>C. congensis</i>	148
d. Chez les divers arabusta <i>l. s.</i> 3 voies	150
3. Comparaison générale des arabusta <i>l. s.</i>	153
4. Conclusion	155
a. Le choix des critères de la fertilité des génotypes arabusta <i>s. s.</i>	155
b. L'indépendance entre les stérilités gamétique et zygotique	157
c. L'action du milieu	157
d. Les effets génétiques	157
D. LA FERTILITE FEMELLE ESTIMEE A LA RECOLTE	159
1. Chez l'arabusta <i>s. s.</i>	159
2. Chez les hybrides kawisaris	161
3. Conclusion	164
F. LA STERILITE DE DISJONCTION DES ARABUSTA	165
1. La stérilité gamétique et zygotique précoce	165
2. Les loges vides et les avortements zygotiques tardifs	167
CHAPITRE V MODE DE REPRODUCTION	174
A. DE LA FLORAISON A LA FRUCTIFICATION	175
1. Les cycles de reproduction sexuée	175
a. Chez les espèces parentes	175
b. Chez les arabusta <i>l. s.</i>	176
2. Evolution des ovaires et nouaison	177
a. La chute des ovaires d'arabusta <i>l. s.</i>	177
b. Le devenir des ovaires au cours de la fructification	179
1) Chez les formes parentales	179
2) Chez les formes hybrides (arabusta <i>l. s.</i> faits avec différentes espèces)	185
3. Critères d'estimation des productions	187
B. LA REPRODUCTION SEXUEE DES ARABUSTA <i>lato sensu</i>	188
1. Les modes de reproduction	188
a. Les témoins fécondations libres (FL)	189
b. Les autofécondations (AF)	189
c. Le taux d'autofertilité	192
d. Interprétation-conclusion	194
2. L'intercompatibilité des hybrides	197
a. Les croisements "4 voies" : arabusta <i>s. s.</i> x arabusta <i>s. s.</i>	197

b. Les croisements consanguins de kawisaris	200
c. Les croisements 4 voies des kawisaris	201
d. L'interfertilité entre arabusta s.s. et kawisaris	203
3. Influence de la nature du pollen	204
a. La comparaison des FL, AF et BC par du pollen <i>C. arabica</i>	204
b. Qualité des fécondations/fructifications sur les kawisaris	205
c. Discussion-conclusion pour l'amélioration	208

CHAPITRE VI - LES CARACTERES AGRONOMIQUES ET TECHNOLOGIQUES 210

A. LA PRODUCTION	211
1. Les facteurs de la productivité de l'arabusta s. s.	211
2. Evaluation de la production des arabusta s. s.	214
a. Le niveau des productions	214
b. La comparaison avec <i>C. canephora</i>	216
c. Les potentialités de la sélection	217
3. Analyse multivariée des caractères de la production de développement végétatif et de fertilité	218
4. Indépendance des effets de la viabilité pollinique sur la production	222
a. Les corrélations	222
b. Les analyses factorielles	223
1) Chez l'arabusta s. s.	223
2) Chez les kawisaris	225
B. LES CARACTERISTIQUES TECHNOLOGIQUES	228
1. Le café vert	228
a. Le rendement en café marchand	228
b. La grosseur des grains	229
2. La teneur en caféine	230
3. La valeur organoleptique	232
C. LES COMPORTEMENTS DE GREFFE	236
1. Mise en évidence des réactions de greffe	236
a. L'incompatibilité de greffe	236
b. La vigueur et l'affinité de greffe	237
2. Etude de l'incompatibilité de greffe <i>C. arabica</i> - <i>C. canephora</i>	239
3. Etude des disjonctions de compatibilité de greffe chez l'arabusta s. s.	240
a. Hypothèse de la ségrégation indépendante entre chromosomes des génomes	243
b. La ségrégation non indépendante des génomes :	244
4. Conclusion	247

CHAPITRE VII - DISCUSSION	249
A. LES PRINCIPALES REPONSES BIOLOGIQUES DANS LES F1 ARABUSTA	250
1. Le comportement méiotique d'autotétraploïde	250
2. La structure génétique hétérogène du pollen	251
3. La fertilité femelle réduite des arabusta <i>l. s.</i>	252
4. L'évaluation des compatibilités de greffe	254
5. Conclusion	255
B. Les introgressions et le flux de gènes entre <i>C. arabica</i> et les <i>Coffea</i> 2x	257
1. Les introgressions 2x vers 4x	257
a. Les fécondations naturelles	257
b. La voie triploïde	258
c. La voie arabusta	260
d. Conclusion	261
2. Les introgressions 4x vers 2x	263
C. Utilité des arabusta <i>l. s.</i> pour l'amélioration des caféiers	266
1. La conservation des ressources génétiques	266
2. L'implantation dans de nouvelles zones caféicoles	267
3. L'introgression de caractères des diploïdes dans <i>C. arabica</i>	267
a. Quelques exemples d'amélioration de <i>C. arabica</i> d'altitude	268
b. La création d'un caféier cultivé tétraploïde de basse altitude	269
1. L'amélioration basée sur des rétrocroisements dirigés.	270
2. L'amélioration basée sur le sauvetage d'embryons des descendants d'arabusta	273
CONCLUSION GENERALE	275
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	279

STUDY OF TETRAPLOID INTERSPECIFIC HYBRIDS OF FIRST GENERATION BETWEEN *COFFEA ARABICA* L. AND THE DIPLOID COFFEE TREES.

The arabusta trees represent common hybrids between *C. arabica* and the diploid coffee trees species. After chromosome doubling, the later have been crossed with different accession of *C. arabica*. A total of 678 interspecific combinations has been obtained, representing 27000 arabusta *lato sensu*. Half of these have been studied in the field.

As far as all the species are related, it is not difficult to create arabusta hybrids through both crossing ways. When compared to arabusta *stricto sensu*, our hybrids present same sterility traits. However, some differences have been shown. Hybrids with *C. congensis* show the best gametic fertility, whereas the hybrids with *C. liberica* and *C. deweyrei* (kawisari hybrids) are the most sterile.

Hybrids main traits are : arabica's self-fertility (except kawisari), yield is not weak and vegetative vigor is good making them useful for further introgressions, caffeine content is intermediate when compared to parents one, good taste better than *C. canephora* coffee.

Pollen selection and seeds abortion lead to asymmetric gene flow by the triploid hybrids when *C. arabica* is crossed with 2x *Coffea* species. Their cytoplasm is always inherited from *C. arabica*. This trait jointly with self-fertility may explain the reproductive isolation of *C. arabica*. The arabusta *l. s.* trees resemble more autotetraploids than allotetraploids.

Tetraploid arabusta trees obtained from 4x x 4x crosses allow inversion of the gene flow from doubled 2x coffee trees to *C. arabica*. This way involves the domestication of *C. arabica* cultivars adapted to intertropical lowland climate. Mapping the genes of 2x species would help in the way of breeding.

RESUME

Les arabusta *lato sensu* constituent la généralisation de l'ensemble des hybridations de *Coffea arabica* x *C. canephora* tétraploïdes. Ils sont obtenus par l'utilisation des principales autres espèces diploïdes issues des prospections d'Afrique de l'Ouest et du Centre (*C. liberica*, *C. dewevrei*, *C. congensis*, *C. stenophylla*) et quelques uns de leurs hybrides (ex : Congusta). Après doublement chromosomique, elles ont été croisées avec des origines variées de *C. arabica*. La réalisation de 678 combinaisons interspécifiques a permis d'obtenir 27 000 arabusta, dont la moitié a été étudiée au champ.

La création des arabusta *lato sensu* ne pose pas de difficulté dans les deux sens de croisement, ce qui confirme l'affinité du génome de *C. arabica* avec ceux des espèces diploïdes qui sont aussi apparentés entre eux.

Les études de la fertilité pollinique, des méioses, et de la fertilité femelle, montrent que tous les arabusta *l. s.* sont affectés des mêmes stérilités de disjonction résultant de déséquilibres de méioses que l'arabusta *stricto sensu*. Toutefois, des différences de niveaux de fertilité sont notées par rapport à l'arabusta *s. s.*. Les hybrides avec *C. congensis* ont la meilleure fertilité gamétique (peu d'écailles), tandis que les hybrides avec *C. liberica* ou *C. dewevrei* ("Kawisaris") ont la plus mauvaise fertilité post-zygotique (beaucoup de loges vides).

Leurs principales caractéristiques sont :

- l'autofertilité de *C. arabica*, sauf les hybrides Kawisaris qui sont affectés d'auto-incompatibilité post-zygotique ;
- leur production, quoique faible, n'est pas négligeable les rendant d'utilisation facile pour les introgressions ;
- les teneurs en caféine moyennes entre les valeurs des deux parents ;
- une bonne valeur qualitative (granulométrie, goût à la tasse) meilleure que le *C. canephora* (variété Robusta) ;
- une forte vigueur et une facilité de bouturage, associées à leur compatibilité de greffe avec les caféiers cultivés. Ceci permet d'envisager avec intérêt leur utilisation en porte-greffe.

La sélection pollinique et l'avortement des graines dû à des déséquilibres génomiques des albumens entraînent, entre *C. arabica* et les autres caféiers, un flux asymétrique de gènes qui empêche *C. arabica* d'avoir le cytoplasme des espèces diploïdes. Ce phénomène, ajouté à l'autofertilité acquise, expliquerait l'isolement reproductif de *C. arabica*, qui a conservé sa forme originale dans le confinement évolutif pour l'altitude.

Les arabusta *l. s.* ressemblent davantage aux autotétraploïdes qu'aux allotétraploïdes. Les recherches de systèmes géniques de diploïdisation ayant été vaines, il n'y a pas actuellement d'espoir d'amélioration de sa fertilité en F1. En revanche, l'arabusta, création artificielle sur les deux sortes de cytoplasme, offre des possibilités pour inverser de manière dirigée le flux génique des caféiers 2x vers *C. arabica*. Il apporte ainsi pour la première fois de grandes perspectives d'amélioration des cafés de basse altitude basée sur la création et la domestication de formes "Arabica" adaptées à l'écologie des zones intertropicales de basse altitude. Cet aspect de l'amélioration peut être aidé par l'utilisation de la cartographie de marqueurs du génome des espèces diploïdes.

MOTS CLES : *Coffea*, *Eucoffea*, *C. arabica*, hybrides interspécifiques, complexes d'espèces, flux de gènes, fertilité femelle, incompatibilité post-zygotique, polyploïdie, mode de reproduction.