
ORSTOM
Institut International de Recherche Scientifique pour le Développement
en Coopération
213, rue Lafayette 75480, Paris Cedex 10

IBPGR
International Board for Plant Genetic Resources
Via Delle Terme di Caracalla, Rome 00100

RAPPORT DE CONVENTION
IBPGR - ORSTOM
N°87/42

Etude de la variabilité génétique des espèces cultivées et des espèces spontanées du genre *Abelmoschus* (gombo) non originaires d'Afrique de l'Ouest

- Echantillons cultivés de *A. esculentus* en provenance essentiellement d'Afrique de l'Est (Egypte, Soudan) et Australe (Zambie, Zimbabwe);
- Echantillons spontanés de *A. moschatus* et de *A. manihot* originaires de Thaïlande, des Maldives et du Sri-Lanka.

par

Serge HAMON

JUIN 1989

SOMMAIRE

	page
Résumé	5
1.Introduction	7
1.1.Données taxonomiques sur le genre <i>Abelmoschus</i>	9
1.2.Limites de la clé taxonomique au sein des espèces <i>A.moschatus</i> et <i>A.manihot</i>	11
1.3.Objectifs de la convention de recherche	12
2.Matériel et méthodes	
2.1.Matériel végétal	13
2.1.1.Origines des échantillons pour les espèces cultivées	13
2.1.2.Autres origines cultivées	13
2.1.3.Origines des échantillons pour les espèces spontanées	13
2.2.Méthodes d'évaluation	13
2.2.1.L'évaluation morphologique	14
2.2.1.1.Type de plante	14
2.2.1.2.Structure florale	14
2.2.1.3.Cinétique de floraison	15
2.2.1.4.Morphologie des fruits	15
2.2.1.5.Paramètres foliaires	15
2.2.2.L'électrophorèse des isoenzymes	16
2.2.3.Le polymorphisme des fragments de restriction	17
2.2.3.1.Le principe	17
2.2.3.2.Méthodologie	18
2.2.3.3.Le matériel végétal utilisé	18
2.2.4.Les hybridations sexuées	18
2.2.4.1.Méthode de fécondation	18
2.2.4.2.Les pré-tests d'hybridation interspécifiques	19
2.2.4.3.Identification des hybrides	19
2.2.5.L'estimation des allocations reproductives	20
2.2.6.La levée de dormance	20

	page
2.3.Méthodes d'analyse des résultats	21
2.3.1.Méthodes de description de la variabilité	21
2.3.2.Recherche de groupes stables et tests de validité	22
2.3.3.Le logiciel de calcul statistique	22
3.Résultats	23
3.1.La diversité des <i>A.esculentus</i> pour divers pays africains	23
3.1.1.La variabilité morphologique	23
3.1.2.Le polymorphisme enzymatique	27
3.1.3.Bilan de la diversité des formes cultivées	28
3.2.Les variabilité des formes spontanées	29
3.2.1.Critères communs et distinctifs entre <i>A.manihot</i> et <i>A.moschatus</i>	29
3.2.1.1.Les caractères morphologiques	29
3.2.1.2.Les allocations de ressources reproductives	34
3.2.1.3.Les caractères enzymatiques distinctifs	35
3.2.2.Les différents groupes au sein de <i>A.manihot</i>	36
3.2.2.1.Les goupes isoenzymatiques	36
3.2.2.2.La variabilité morphologique	42
3.2.2.3.Les compartiments reproductifs	45
3.2.3. Les différents groupes au sein de l'espèce <i>A.moschatus</i>	47
3.2.3.1.Les groupes isoenzymatiques	47
3.2.3.2.La variabilité morphologique	53
3.2.3.2.1. Discrimination Maldives - Thaïlande	53
3.2.3.2.2. Groupes au sein des origines thaïlandaises	54
3.3. Différences entre formes cultivées et spontanées	55
3.3.1.La variabilité morpho-phénologique	55
3.3.2.La variabilité enzymatique	57
3.3.3.La variabilité au niveau de l'ADN	57
3.3.4.Les allocations de ressources reproductives sexuées	60
3.3.5.Germination des graines	65
4.Conclusions et perspectives	67
5.Bibliographie	73
6.Annexes	76
6.1.Origine des échantillons et récolte grainière	75
6.2.Allocations reproductives	83

Liste des tableaux et figures

page

Tableaux

1.	Les principales classifications taxonomiques	10
2.	Clé succincte de détermination des espèces	10
3.	Variation des nombres chromosomiques dans le genre	11
4.	Fréquences des électromorphes variables chez les gombos cultivés	26
5.	Caractéristiques moyennes et distribution des caractères quantitatifs observés chez <i>A.moschatus</i> et <i>A.manihot</i>	30
6.	Caractères discriminants entre <i>A.moschatus</i> et <i>A.manihot</i>	32
7.	Accessions de <i>A.manihot</i> à électromorphes rares	41
8.	Résultats des fécondations intra <i>A.manihot</i>	44
9.	Production effective d'hybrides testée par électrophorèse	44
10.	Caractéristiques des variables discriminantes entre <i>A.moschatus</i> de Thaïlande et des Maldives	53
11.	Variables discriminantes entre les <i>A.moschatus</i> en Thaïlande	54
12.	Fréquences relatives de quelques électromorphes des quatre espèces étudiées	56
13.	Tests préliminaires de levée de dormance	64
14.	Tests de germination des graines par trempage dans l'acétone	64

Figures

1.	Organisation spatiale des gènes codant pour les ARN ribosomiques	17
2.	Variabilité relative de <i>A.esculentus</i> en fonction des origines	24
3.	Polymorphisme des SdH chez les gombos cultivés	27
4.	Polymorphisme global comparé des deux espèces spontanées <i>A.moschatus</i> et <i>A.manihot</i>	33
5.	Combinaisons de bandes discriminantes entre <i>A.moschatus</i> et <i>A.manihot</i>	36
6.	Polymorphisme enzymatique et zymogrammes au sein de <i>A.manihot</i>	37-39
7.	Classification sur données enzymatiques chez <i>A.manihot</i>	40
8.	Niveaux d'affinité entre quatre accessions particulières de <i>A.manihot</i>	46
9.	Profils AdH rencontrés au sein de la collection des Maldives	47
10.	Polymorphisme enzymatique et zymogrammes au sein de <i>A.moschatus</i>	48-50
11.	Classification sur données enzymatiques chez <i>A.moschatus</i>	51

- | | |
|--|----|
| 12. Analyse en composantes principales sur les échantillons de <i>A.moschatus</i> originaires de Thaïlande et des Maldives | 52 |
| 13. Profils de restriction de l'ARN ribosomal digéré par Eco R1 pour les différentes espèces de gombo | 58 |
| 14. Répartition des allocations reproductives sexuées des gombos | 62 |

Résumé

Les espèces cultivées et spontanées du genre *Abelmoschus* (gombo) sont caractérisées par un important polymorphisme morpho-phénologique (Hamon et Charrier 1983). Les études antérieures montrent cependant que la diversité génétique réelle des espèces cultivées, surtout pour les origines ouest africaines et indiennes, est assez faible (Hamon 1988).

De nombreux échantillons de formes cultivées et spontanées nous sont parvenus au cours de ces dernières années. La convention de recherche 87/42, établie en 1987, entre l'ORSTOM et l'IBPGR, propose la multiplication, l'évaluation de la diversité et la diffusion de ce matériel végétal.

Ce rapport présente les principaux résultats obtenus concernant la diversité des formes cultivées d'Afrique de l'Est et de la variabilité des deux espèces spontanées *A.moschatus* et *A.manihot* originaires principalement de Thaïlande et des Maldives.

La démarche scientifique met en oeuvre une hiérarchie d'approche avec cinq niveaux où la part liée aux effets de l'environnement est décroissante. Il s'agit de la variabilité morpho-phénologique, de la répartition des allocations reproductives, de la réussite d'hybridations sexuées, de la diversité isoenzymatique, du polymorphisme des fragments de restriction. On met ainsi en évidence de nombreux résultats originaux dont les principaux sont:

- l'espèce cultivée *A.caillei* est effectivement bien endémique en Afrique de l'Ouest, elle n'a pas été identifiée ailleurs;
- la diversité morpho-phénologique des échantillons de *A.esculentus* originaires d'Afrique de l'Est est beaucoup moins importante que celle observée en Afrique de l'Ouest;
- le polymorphisme enzymatique des formes cultivées d'Afrique Orientale, bien que réduit, est le plus important rencontré jusqu'à présent;
- les espèces spontanées *A.manihot* et *A.moschatus* possèdent une diversité isoenzymatique nettement supérieure à celle des espèces cultivées;
- les deux espèces spontanées sont parfaitement discriminables sur d'autres caractères que les descripteurs botaniques habituels;
- les électromorphes permettent, sans ambiguïté, une identification de toutes les espèces;
- l'espèce spontanée *A.moschatus* quasi-monomorphe aux Maldives apparaît très variable en Thaïlande où l'on peut mettre en évidence trois groupes distincts;

- l'espèce *A.manihot* est nettement plus polymorphe que *A.moschatus* et présente des formes très originales au Sri-Lanka et dans la région située à l'ouest de Chiang Mai en Thaïlande;
- il existe des barrières reproductives très nettes entre les divers types de *A.manihot*;
- il est possible, mais pas systématiquement, de produire des hybrides interspécifiques en utilisant *A.manihot* comme parent mâle et *A.esculentus* comme femelle;
- au moins un géniteur de *A.moschatus* produit des hybrides avec *A.esculentus* femelle;
- les deux espèces spontanées ont une répartition des allocations reproductives nettement différente et distincte des formes cultivées;
- les espèces spontanées présentent un degré de pérennité important avec la possibilité d'émission de rejets après recépage (surtout *A.moschatus*) et de bouturage (surtout *A.manihot*)
- les espèces spontanées présentent un phénomène de dormance très marqué qu'il est possible de lever, très efficacement, chez *A.moschatus* par des trempages dans de l'acétone;
- les R.F.L.P., utilisés à titre expérimental, confirment le monomorphisme des espèces cultivées et montrent des différences entre les espèces

L'organisation de la diversité, mise en évidence, souligne l'importance de l'Afrique de l'Est en tant que potentiel de variabilité génétique des formes cultivées. Le réservoir de polymorphisme que constituent les espèces spontanées apparaît accessible, pour partie, en utilisant la voie sexuée.

L'étude de l'organisation des allocations reproductives confirme bien la nature autogame préférentiel du genre avec des niveaux d'allogamie potentiels plus élevés chez les formes spontanées que chez les cultivées.

Ces résultats permettront d'orienter plus objectivement les futures collectes de matériel végétal et de dégager des lignes directrices pour la conservation et l'utilisation des Ressources Génétiques du genre *Abelmoschus*.

Nos conclusions laissent entrevoir la possibilité de sujets d'étude particulièrement intéressants aussi bien en recherche fondamentale (organisation génétique du genre *Abelmoschus*) qu'en recherche appliquée orientée sur les possibilités d'amélioration simples (généalogique, récurrente) ou complexes (transfert de caractéristiques des formes spontanées) au sein du "pool" des formes cultivées.

1.Introduction

L'Unité de Recherche 3A, du Département MAA (Milieux et Activités Agricoles) de l'ORSTOM étudie l'organisation génétique des complexes d'espèces végétales. L'objectif final est une utilisation optimale des Ressources Génétiques Végétales pour l'amélioration des plantes cultivées tropicales.

Les activités de cette Unité portent sur plusieurs plantes économiquement importantes dont: le Café (*Coffea*), le Manioc, (*Manihot*), le Mil (*Pennisetum*), le Sorgho (*Sorghum*), l'herbe de Guinée (*Panicum maximum*), le Riz (*Oryza*). Une synthèse des principales activités, réalisées par l'Unité de Recherche au cours des dix dernières années, est effectuée par Hamon et Charrier (1989).

Concernant le genre *Abelmoschus* (gombo, légume fruit tropical), faisant suite au départ de Siemonsma du Centre Néerlandais en Côte d'Ivoire et aux conclusions de ses travaux (Siemonsma 1982a,b), le programme sur le gombo, fut repris en 1982, par le laboratoire de Génétique de la station ORSTOM d'Adiopodoumé en collaboration avec l'IBPGR. Les principaux objectifs de ce programme étaient de:

- réaliser des prospections de formes cultivées et spontanées,
- effectuer la multiplication et la diffusion du matériel,
- évaluer sa diversité génétique au niveau morpho-phénologique et isoenzymatique
- proposer des schémas d'amélioration.

Initialement la plupart des travaux ont été effectués sur les formes cultivées d'Afrique de l'Ouest. Hamon (1988) montre que les deux espèces cultivées *A. esculentus* et *A. caillei* se complètent à tel point qu'elles sont souvent considérées comme deux variétés différentes. Ceci est vrai aussi bien du point du cycle de production que du point de vue de la diversité morphologique et explique, peut être, la description botanique tardive de cette seconde espèce.

Il faut rappeler, à cet égard, que l'espèce endémique africaine fut décrite pour la première fois par Chevalier (1940a,b) en tant que variété cultivée de l'espèce spontanée *A. manihot*. Redécouverte par Siemonsma (1982a) et appelée "type guinéen", son aire de distribution fut précisée par Hamon et Yapo (1985) mais elle ne fut définitivement décrite botaniquement que par Stevels (1988).

L'évaluation des formes cultivées, originaires d'Afrique de l'Ouest, étant fort avancée (Hamon 1985), les étapes suivantes consistaient à étudier la diversité des espèces cultivées sur la partie Est du continent africain et de débiter l'étude de la variabilité des formes spontanées. Ces étapes constituaient, dans ses grandes lignes, l'objet de la convention 87/42 signée entre l'ORSTOM et l'IBPGR en juillet 1987.

Plusieurs prospections, non spécifiques, avaient permis de constituer une bonne représentation de gombos cultivés d'Afrique Orientale et Australe, en particulier pour le Soudan (Hassan *et al.* 1983,1985), l'Egypte (Van der Meer, non publié 1985), la Zambie et le Zimbabwe (Attere *et al.* 1983).

Une prospection, en Thaïlande, en décembre 1986 (Hamon *et al.* 1987) et des échantillons expédiés des Maldives (Ref.327, IBPGR Kew, 1988) et du Sri-Lanka (Vredereg, non publié 1988) ont permis d'augmenter considérablement la quantité disponible d'accessions de *A.manihot* et de *A.moschatus* en collection. C'est sur cet ensemble de matériel végétal qu'ont porté les travaux.

Le présent rapport fait le bilan des travaux de multiplication et d'évaluation de la diversité génétique de ces échantillons. A cette occasion on réalise:

- la comparaison des niveaux de diversités rencontrés de part et d'autre du continent africain pour les formes cultivées et on en tire des conséquences au niveau de la conservation des Ressources Génétiques;
- la comparaison entre les deux espèces spontanées (*A.moschatus* et *A.manihot*) en ce qui concerne la morphologie, la précocité, les zymogrammes, les allocations reproductives, ...;
- une tentative de structuration du polymorphisme au sein de chaque espèce et une approche des conséquences aussi bien au niveau théorique que botanique;
- des pollinisations croisées au sein de chacune des espèces spontanées et des tentatives d'hybridation avec l'espèce cultivée *A.esculentus*.

Ces différentes analyses nous permettent d'élaborer les bases de programmes d'études ultérieurs qui pourraient se situer aussi bien au niveau fondamental qu'appliqué.

1.1. Données taxonomiques sur le genre *Abelmoschus*

Le genre *Abelmoschus* fut défini au sein de la famille des Malvacées par le botaniste allemand Friedrich Medikus à la fin du XVII^e siècle. Il fut cependant longtemps rattaché au genre *Hibiscus*. Hochreutiner (1924) proposa d'en faire un genre à part entière qui se distingue du genre *Hibiscus* d'après les caractéristiques du calice.

Le calice est spatiforme, avec cinq dents courtes, soudé à la corolle et caduc après la floraison. Le genre *Abelmoschus* comprend, suivant les classifications, de six à quatorze espèces. Hochreutiner (1924) considère qu'il s'organise autour de quatorze espèces dont deux sont composées de plusieurs variétés botaniques de *A. manihot* et *A. moschatus*. Ces deux espèces sont incontestablement les plus polymorphes du point de vue de la diversité morphologique observée en herbier (Hamon et Charrier 1983).

Van Borssum Waalkes (1966) propose une classification plus restrictive ne s'articulant plus qu'autour de six espèces. Il distingue:

- trois espèces plus ou moins cultivées (*A. esculentus*, *A. manihot* et *A. moschatus*),
- trois espèces sauvages (*A. crinitus*, *A. angulosus* et *A. ficulneus*).

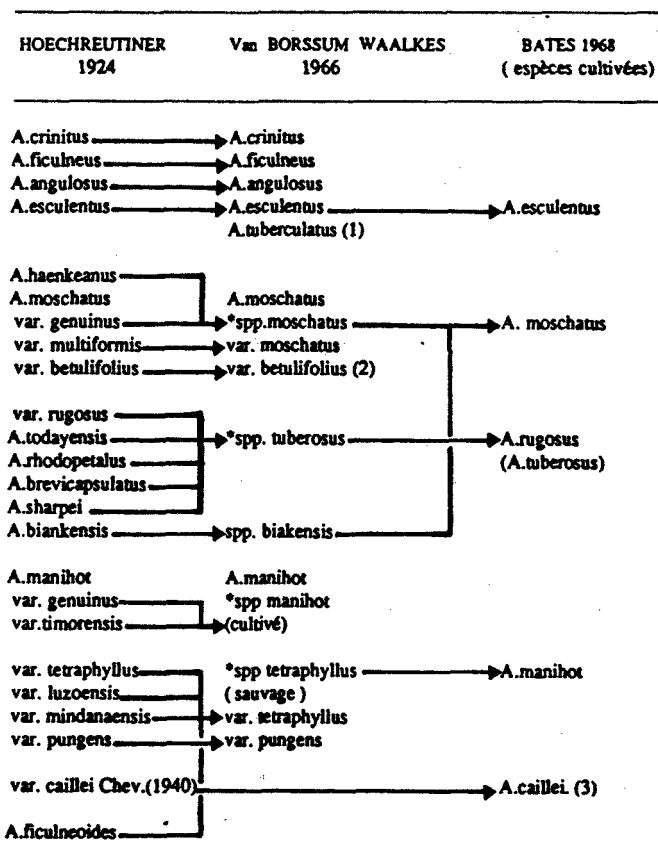
Cet auteur critique la classification de Hochreutiner qui est fondée sur des caractères morphologiques dont l'expression est trop dépendante de l'écologie du milieu.

Bates (1968) critique, à son tour, la classification de Van Borssum Waalkes (1966) à propos des espèces cultivées. Il suggère trois modifications:

- l'intégration de *A. tuberculatus* dans *A. esculentus*,
- le regroupement de toutes les formes de *A. manihot* dont certaines sont sauvages et d'autres cultivées et pour lesquelles la distinction, sur ce critère, ne lui semble pas justifiée,
- l'élévation de la sous-espèce *A. tuberosus* au rang d'espèce à part entière sous le nom de *A. rugosus*.

L'espèce endémique africaine, *A. caillei* (Stevens 1988), dont nous parlions au début de cette introduction n'apparaît dans aucun travail de systématique. Dans ce rapport on utilisera, dans la mesure du possible, la taxonomie établie par Van Borssum Waalkes (1966) modifiée par Hamon (1988). Un résumé des relations entre les différentes classifications est donné dans le tableau 1.

Tableau 1: Les classifications du genre *Abelmoschus* (Gombo).



- 1): *A. tuberculatus* est décrite par Kuwada (1966) comme une espèce nouvelle, Van Borssum Waalkes considère qu'il s'agit d'une variété d'*A. esculentus*.
 2): *A. betulifolius* est, selon Van Borssum Waalkes, une forme intermédiaire entre *A. manihot* et *A. moschatus*.
 3): La variété *caillei* Chev. de *A. manihot*, mentionnée dans la flore de l'Afrique de l'Ouest par Hutchinson et Dalziel (1958) n'est pas prise en compte ultérieurement.

Tableau 2: Clé de détermination des espèces d'*Abelmoschus*^{1/}

ÉPICALICE				CAPSULE			ESPÈCES
Nombre bractéoles	Longueur bractéoles (mm)	Forme bractéoles	Caducité	Taille relative	Longueur (cm)	Forme	
10 à 16	25 à 50	linéaire filiforme	persistant	< épicalice	3,5 à 6	ovoïde, globuleux	<i>A. crinitus</i>
6 à 10 ^{2/}	5 à 20	lancéolée	±	> épicalice	15 à 25	long, fusiforme, pédoncule court	<i>A. esculentus</i>
7 à 10 (plus)	8 à 20	linéaire à lancéolée	±	> épicalice	8	ovoïde, oblong, pédoncule long avec des poils	<i>A. moschatus</i> ^{3/}
4 à 8	4 à 12	linéaire à lancéolée	caduc	-	3 - 3,5	ovoïde, 5 angulaire	<i>A. ficulneus</i>
4 à 8	20 à 35	ovale (soudée base)	persistant	> épicalice	3 à 5	ovoïde, oblong	<i>A. angulosus</i>
4 à 8	10 à 30	ovale	persistant	> épicalice	3,5 à 6	oblong, ovoïde, pentagonale	<i>A. manihot</i>

1/ d'après VAN BORSSUM-WAALKES (1966)

2/ jusqu'à 15 (SIEMONSMA, 1981, 1982 a, 1982 b)

3/ *A. moschatus* ssp. *moschatus* var. *moschatus* - segments de l'épicalice linéaires (8-15 x 1-2 mm), tige poilue
A. moschatus ssp. *moschatus* var. *betulifolius* - segments de l'épicalice lancéolés (17-25 x 2,5-5 mm), tige glabre
A. moschatus ssp. *biakensis* - segments épicalice lancéolés (15-20 x 3,5-4 mm), capsule coriace à long pédoncule
A. moschatus ssp. *tuberosus* - racine tubéreuse, épicalice non enveloppant, fleurs blanche ou rose

1.2.Limites de la clé-taxonomique pour *A.manihot* et *A.moschatus*

La clé de détermination des espèces du genre *Abelmoschus* est relativement simple, la subdivision y est fondée sur les caractères de l'épicalice et de la capsule (tableau 2). Ceci pose cependant des problèmes au niveau des espèces complexes telles que *A.moschatus* mais surtout *A.manihot*. L'imperfection de la clé-taxonomique et surtout la méconnaissance de l'organisation génétique de ces espèces ne permet pas de disposer de subdivisions claires.

La diversité des nombres chromosomiques dans le genre est grande (tableau 3). De plus, différents auteurs trouvent plusieurs nombres chromosomiques pour une même espèce (voir la synthèse de Charrier, 1984). Ainsi pour l'espèce la plus cultivée (*A.esculentus*) on a compté des valeurs de nombres chromosomiques somatiques se situant entre 108 et 144.

Les nombres sont généralement assez élevés. Le plus petit, actuellement connu, qui demeure encore élevé par rapport à d'autres genres botaniques, est celui de *A.moschatus ssp.tuberosus* ($2n=38$). A l'autre extrémité, *A.caillei* possède le plus grand avec plus de 180 chromosomes somatiques.

Il existe également différents niveaux de ploïdies au sein de ce qui est considéré comme une même espèce. La sous-espèce *A.manihot ssp.manihot* possède un nombre $2n$ compris entre 60 et 68 alors que *A.manihot ssp.tetraphyllus* en compte environ le double ($2n=138$). Elles sont séparées par une forte barrière reproductive (Hamon et Yapo 1985). On retrouve le même phénomène chez *A.moschatus* où la sous-espèce *A.moschatus ssp.moschatus* ($2n=72$) pourrait être considérée comme un polyploïde de *A.moschatus ssp.tuberosus* ($2n=38$).

Tableau 3: Variation des nombres chromosomiques au sein du genre *Abelmoschus*

Espèce	Nombres $2n$
<i>A. tuberosus</i>	38
<i>A. tuberculatus</i>	58
<i>A. manihot</i>	60 à 68
<i>A. moschatus</i>	72
<i>A. esculentus</i>	108 à 144
<i>A. tetraphyllus</i>	130 à 138
<i>A. caillei</i>	180 à 198

1.3.Objectifs de la convention de recherche

Trois questions principales sont au centre de cette convention de recherche:

- 1°L'Afrique de l'Est, au sens large, présente t'elle une diversité de formes cultivées différente de celle observée en Afrique de l'Ouest ?
- 2°Les formes spontanées de *A.moschatus* et *A.manihot* sont-elles génétiquement plus polymorphes que les formes cultivées ?
- 3°Est-il possible d'introduire, par voie sexuée, dans le "pool" des formes cultivées des caractères présents dans les formes spontanées ?

Nous avons vu que la diversité morpho-phénologique des deux espèces de gombo cultivé (*A.esculentus* et *A.caillei*) est très importante en Afrique de l'Ouest (Hamon 1985). Cependant la diversité génétique réelle, sous jacente, est très faible (Hamon 1988). L'évaluation des formes cultivées collectées en Egypte, au Soudan en Zambie et au Zimbabwe permettra de répondre à la première question.

Jusqu'à présent l'on disposait de trop peu d'échantillons de formes spontanées pour donner une réponse à la deuxième question. La prospection réalisée en Thaïlande et les échantillons des Maldives permettent de disposer, pour la première fois d'échantillons en nombre suffisant, dont on connaît l'origine. Les descripteurs d'espèces spontanées sont différents de ceux utilisables pour les cultivées mais le savoir faire méthodologique acquit lors de l'évaluation des formes cultivées, la connaissance des plantes dans leur biotope d'origine, le mode d'appréhension des problèmes, adaptés au contexte des formes spontanées, permettra de répondre à la deuxième question.

On ne peut éclaircir tous les problèmes simultanément surtout pour des espèces aussi complexes. Nous ne présentons que quelques éléments de réponse à la troisième question mais ils sont, comme nous le verrons, très prometteurs.

2. Matériel et méthodes

2.1. Le Matériel Végétal

Le détail des correspondances entre numérotation de travail (ORS) et numéro de collecte, les coordonnées d'origine,....., sont fournies en annexe (6.1 page 75). Nous ne reportons par conséquent ici que les grandes lignes de la composition du matériel étudié.

2.1.1. Les formes cultivées d'Afrique de l'Est et d'Afrique Australe

Egypte:	ORS 2931 à 2960
Soudan:	ORS 2134 à ORS 2168 (1° série, région Est et Centrale) ORS 2833 à 2915 (2° série, région Est, Darfur, Kordofan,.)
Zambie:	ORS 2815 à ORS 2831 Région Nord Ouest et sud
Zimbabwe:	ORS 1794 à ORS 1892

2.1.2. Autres origines cultivées

Algérie:	ORS 2832
Népal:	ORS 2916 à ORS 2929
Nigéria:	ORS 2634 à ORS 2712 et ORS 2961 à ORS 3053

2.1.3. Les formes spontanées

Sri-Lanka:	ORS 3363 à 3379
Maldives:	ORS 3419 à 3430
Thaïlande:	ORS 3228 à ORS 3294

2.2. Méthodes d'évaluation

L'évaluation de la diversité enzymatique d'une plante spontanée, plus ou moins pérenne, et d'une plante cultivée telle *A. esculentus*, à cycle court, ne pose pas de problème majeur puisque l'on travaille sur les jeunes embryons des graines.

Les problèmes se posent lors de l'évaluation morpho-phénologique où il devient impossible de comparer raisonnablement les deux types de plantes. En effet, par nature, les caractères phénologiques et de structure sont trop différents. Il devient dans ce contexte absurde d'analyser simultanément des mesures de croissance à des dates prédéterminées, des dates de floraison, mais aussi des caractères morphologiques simples (type de fruit, couleurs, formes,...). Une grille de descripteur unique, utilisée systématiquement est illusoire.

Une procédure d'évaluation pour les formes cultivées a été mise au point progressivement (Siemonsma 1982a, Charrier 1984, Hamon 1988, Hamon et Van Sloten 1989). Nous ne développerons ici que les parties jugées nécessaires. Nous renvoyons le lecteur, pour plus de détails, aux documents source correspondants et nous n'insisterons que sur les caractères spécifiques aux espèces spontanées et sur les nouveaux aspects techniques mis en oeuvre.

2.2.1.L'évaluation morphologique

Les caractères morphologiques donnent une image générale des caractéristiques agronomiques des plantes (port, vigueur, précocité, productivité...). La caractérisation d'une accession pour son étude en analyses multivariées ou dans la présentation de tableaux synthétiques (tableau 5, p.30) se fait en utilisant les moyennes calculées sur 20 à 30 plantes en fonction des effectifs disponibles. Celles-ci sont accompagnées, dans certains tableaux de présentation, des données, des coefficients de variation correspondants lorsque leur valeur est particulièrement importante (>25-30%) ou très faible (<5-10%).

Les caractères morphologiques observés se rapportent à différents aspects de la plante:

- le type de plante,
- la structure reproductive,
- la cinétique de floraison,
- la morphologie du fruit,
- les paramètres de forme foliaire.

2.2.1.1.Type de plante

Pour les caractères "type de plante", les notations sont systématiquement faites sur les dix plantes les plus vigoureuses d'une accession. Pour chaque les moyennes et écart types de chaque descripteur sont calculés. Il s'agit des paramètres suivants:

- hauteur de la plante (centimètres),
- nombre d'entre-noeuds sur la tige principale,
- diamètre de la principale (millimètres),
- nombre de rameaux primaires.

2.2.1.2. Structure florale

L'étude de la structure reproductive faisant l'objet d'un chapitre particulier la méthodologie employée est reportée en 2.2.5. (p.20)

2.2.1.3. Cinétique de floraison

On estime la précocité de floraison en effectuant des relevés sur toutes les plantes d'une accession. On note le jour où la première fleur apparait sur chaque plante. Deux descripteurs, semaine de floraison et amplitude de première floraison, en sont déduits de la manière suivante:

-la semaine de floraison; correspond à la semaine où 50 % des plantes ont fleuri au moins une fois. Comme point de référence on utilise la semaine de floraison du cultivar le plus précoce noté 1. Mais cela correspond, en réalité, à un nombre fixé de semaines après le semis,

-l'amplitude de floraison; Il s'agit du nombre de semaines écoulées entre la première floraison de la plante la plus précoce et de la première floraison de la plus tardive.

2.2.1.4. Morphologie et structure des fruits

Les valeurs de ces descripteurs sont estimées sur une population de vingt fruits choisis au hasard sur les plantes. Les plantes hors types sont très rares et écartées dès le prélèvement. On observe:

* pour tous les échantillons de fruits

- la largeur,
- la longueur,
- le nombre de graines,
- la longueur du pédicelle;

* pour *A. manihot* uniquement:

- le nombre de segments de l'épicalice,
- la longueur des segments de l'épicalice,
- la largeur des segments de l'épicalice,

2.2.1.5. Paramètres foliaires

Les feuilles de gombo sont grandes, longuement pétiolées, palmatilobées ou palmatifides, souvent polymorphes (Hauman 1963, Kesavan 1985). Arumugam et Muthukrishnan (1977) proposent quelques indices qui permettent de faire une description de la feuille.

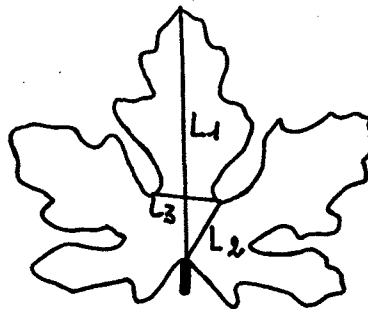
Ainsi on peut, par la suite, les classer dans des catégories simples. Les mesures qui permettent de calculer ces indices sont :

- L1 : la longueur de feuille de la base à l'apex,
- L2 : la longueur de la base de la feuille à la base du premier lobe,
- L3 : la longueur entre les bases des lobes,
- Lp : la longueur du pétiole.

Les indices calculés correspondants sont :

- Ind C= $L2/L1$
- Ind D= $L3/L1$
- Ind J= $(L1-L2)/L3$

Paramètres mesurés sur les feuilles



2.2.2. Evaluation par électrophorèse des isoenzymes

Il y existe de nombreuses méthodes d'électrophorèse des isoenzymes. Nous avons utilisé la méthode classique, décrite pour le gombo par Hamon (1985, 1988) qui est une migration en gel d'amidon, système horizontal, variante de celle décrite par Second et Trouslot (1980) pour le riz.

Les études de profils ont été faits sur les embryons contenus dans les graines soit des échantillons de départ, lorsque ceux-ci sont importants, soit après une prémultiplication. La fonction première de nos travaux est, ne l'oublions pas, d'assurer une multiplication effective des échantillons. La germination des formes spontanées, comme nous le verrons plus loin (3.3.5), n'est pas encore bien maîtrisée en particulier pour la levée de dormance.

Les études des systèmes révélables sur cotylédons n'ont été pratiquées que sur les formes cultivées. Les gels sont des gels Histidines, le tampon de migration (Tris Citrate) est ajusté au même pH que le gel. Les différents systèmes étudiés sur graines et les pH utilisés sont :

- AdH, pH8 Alcool deshydrogénase
- IdH, pH8 Isocitrate deshydrogénase
- PGM, pH8 Phosphoglucose-mutase
- PGI, pH8 Phosphoglucose-isomérase.

Sur les cotylédons on peut révéler également les:

- GOT, pH6 Glutamate oxaloacétate transaminase,
- SdH, pH6 Shikimate deshydrogénases.

La migration s'effectue de nuit et dure seize heures avec une intensité de 20 mA par plaque en chambre froide (6°C) et les gels sont recouverts de glace pilée.

2.2.3. Le polymorphisme des fragments de restriction

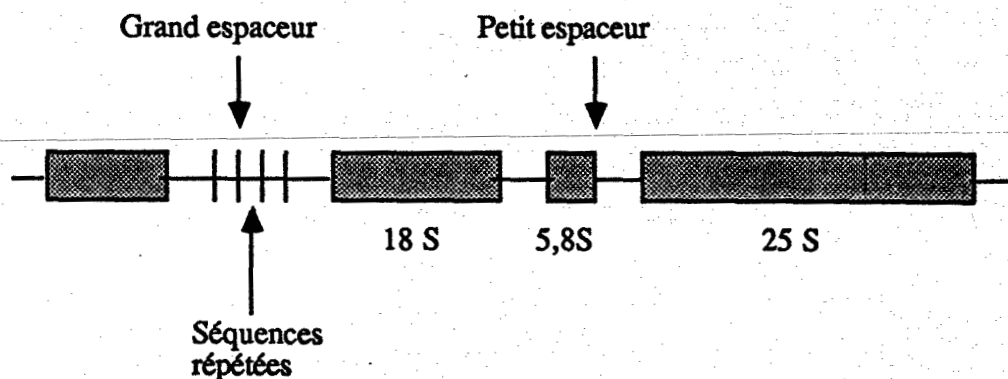
2.2.3.1. Le principe pour l'ADN ribosomal

Les gènes codant pour l'ARN ribosomal sont regroupés sur quelques loci seulement où ils sont arrangés en répétitions. On distingue dans une unité de répétition plusieurs régions, ce sont:

- la région du 18 S r ARN,
- la région du 25 S r ARN,
- la région de 5,8 S r ARN,
- le petit espaceur,
- le grand espaceur (non transcript) qui contient une unité de très courtes séquences répétées.

La figure 1 présente le schéma de l'organisation d'une unité de répétition.

Figure 1: Schéma de l'organisation des gènes codant pour les ARN ribosomiques



Au cours de l'évolution, les régions 18 S-rARN, 25 S-rARN et 5,8 S-rARN sont très conservées. Par contre au sein du grand espaceur, les séquences divergent très rapidement et plus particulièrement dans la région des courtes séquences. La diversité du nombre et de la séquence sont responsables du polymorphisme mis en évidence avec les profils de restriction (Delseny *et al.* 1986).

2.2.3.2.Méthodologie

La méthode décrite s'inspire de ce qui se pratique chez d'autres plantes mais elle a été adaptée aux gombos. Ces plantes sont caractérisées par un aspect fortement mucilagineux, certes une des qualités culinaires principales, mais qui pose des problèmes au niveau de l'extraction de l'ADN. De Kochko et Hamon (en préparation) ont mis au point une procédure qui permet une extraction aisée chez cette plante.

L'électrophorèse des fragments d'ADN, résultants de la digestion par des enzymes de restriction, permet une séparation des fragments en fonction de leur taille (nombre de paires de bases).

Après électrophorèse on réalise un transfert (southern blot) de l'ADN du gel vers une membrane de nitrocellulose. Seul l'ADN monocaténaire pouvant adhérer à cette membrane on réalise une hydrolyse de l'ADN puis une cuisson du gel. Le brin monocaténaire est ensuite hybridé entre une sonde connue ("ADN ribosomal" de riz). On détecte par révélation, non radioactive (Sulfonation + réaction antigène-anticorps), les homologies avec la sonde et le polymorphisme des fragments de restriction.

2.2.3.3. Le matériel végétal utilisé

Vu l'aspect prospectif de cette méthodologie appliquée au gombo, seuls quelques numéros sont utilisés pour tester la diversité intraspécifique. Les accessions utilisées sont pour les différentes espèces (*A.esculentus*, *A.caillei*, *A.manihot*, *A.moschatus*) :

- A.esculentus* : ORS (772, 803, 1506, 2137), Clemson Spineless;
- A.caillei* : ORS (375, 407, 520, 1002)
- A.manihot* : ORS (278, 592, 3243, 3271)
- A.moschatus* : ORS (280, 3234, 3235, 3239, 3240, 3246, 3280).

2.2.4.Méthode d'hybridation sexuée

2.2.4.1.Méthode de fécondation

Le gombo étant une plante hermaphrodite, autocompatible, il est nécessaire de prendre des précautions pour produire des hybrides contrôlés. Cependant, dans la mesure où il est possible de distinguer les hybrides des formes parentales on peut s'affranchir de

la castration mâle qui induit une forte diminution de la nouaison (Hamon 1988). En effet, lorsque l'on fait des pollinisations très tôt le matin, il est souhaitable de ne pas émasculer les fleurs pour obtenir une bonne production d'hybrides (Hamon et Koechlin, en préparation).

2.2.4.2. Les pré-tests d'hybridation interspécifiques

Les croisements interspécifiques utilisant *A. esculentus* comme géniteur femelle et plusieurs variétés de *A. manihot* comme mâle ont été réalisés à plusieurs reprises (Charrier 1984, Hamon 1988). Les pré-tests effectués avec les échantillons de Thaïlande montraient (cf. ci dessous) une grande diversité au niveau de la production d'hybrides F1. Ces données, recueillies en juin 1988, correspondent à des comptages, faits sur des semis, au stade jeune, et des observations au champ. Pour un observateur averti, l'examen de la forme de la feuille et de la couleur de la tige est suffisante pour distinguer les hybrides interspécifiques des autofécondations de Clemson Spineless (C.S.) après, au plus, un mois.

	278	592	3243	3271
C.S.	70	4	8	45

Pourcentages de production d'hybrides entre *A. esculentus* et *A. manihot*

Les géniteurs ORS-592 et ORS-3243 produisent, à grand peine, quelques hybrides. Au contraire les effectifs obtenus sont beaucoup plus élevés avec ORS-278 et ORS-3271. Hamon et Yapo (1985) montrent qu'entre ORS-278 et ORS-592, quel que soit le sens du croisement, ne donnent pas d'hybrides. Quant est-il avec les autres géniteurs ? Ces données préliminaires constituent le point de départ de l'étude des barrières reproductives entre les différentes variétés.

2.2.4.3. Identification des hybrides

Quatre numéros de l'espèce *A. manihot* ont été hybridés suivant un modèle de croisement en table diallèle. Ce sont les numéros ORS (278, 592, 3243, 3271). On a noté systématiquement:

- le nombre de nouaisons par rapport au nombre total de pollinisations réalisées,
- le nombre de graines dans les fruits,

- le poids de mille graines.

Les descendants des différents croisements sont testés par électrophorèse pour détecter la présence d'hybrides sans avoir à les semer car il n'est pas possible, vue la dormance importante, d'obtenir par cette voie une bonne estimation telle qu'elle est possible avec un géniteur femelle d'origine cultivée. Les systèmes enzymatiques utilisés sont les mêmes que ceux définis précédemment. On utilise la propriété de demi-somme des zymogrammes telle qu'évoquée par Gottlieb (1982).

2.2.5.L'estimation des allocations reproductives

Les estimations sont effectuées à partir de boutons floraux récoltés la veille de l'anthèse (stade reconnaissable par un fort gonflement) sur des plantes en phase de floraison intense et en bon état physiologique.

Pour chaque numéro on prélève un ensemble de fleurs. On compte sur vingt fleurs le nombre d'anthères et le nombre d'ovules et par tirage au sort dans la population d'anthères correspondante trente anthères pour l'estimation du nombre de grain pollen par anthère. On estime ainsi:

- le nombre d'anthères par fleur,
- le nombre d'ovules par fleur,
- le nombre de grain de pollen par anthère.

Ces éléments permettent de calculer le rapport $\log (P/O)$, caractéristique de Cruden (1977) qui est une estimation du mode reproductif d'une plante où P = nombre d'anthères par fleur multiplié par le nombre de pollen par anthères et O le nombre d'ovules par fleur.

2.2.6. Levée de dormance

La dormance n'existe pas chez les espèces cultivées *A.esculentus* et *A.caillei*. Les graines, dans la limite de leur viabilité, détectable par électrophorèse (Hamon 1988), peuvent être semées dès la récolte.

Les espèces spontanées manifestent par contre divers comportements de dormance. Toutes les espèces et toutes les accessions au sein d'une même espèce ne réagissent pas de la même manière. Des expériences ont été faites en utilisant un prétrempage dans de l'eau, de l'alcool ou de l'acétone avec des temps variant entre 1 minute et 2 heures. Les expériences les plus élaborées sont faites avec cinq répétitions et cinquante graines par boîte de pétri.

2.3.Méthodes d'analyse des résultats

L'analyse des données, quelque soit le problème envisagé, procède suivant quatre étapes complémentaires successives:

- en premier les variables sont étudiées indépendamment de manière à estimer la nature de leur distribution, leurs limites puis par couple pour déterminer leur degré de corrélation,

- ensuite on visualise la variabilité globale en utilisant les méthodes multivariées que sont les analyses en composantes principales et factorielles,

- en troisième lieu, on recherche des regroupements en utilisant diverses classifications dont les Classification Ascendantes Hierarchisées (CAH) et Nuées Dynamiques (N.D.) sont les plus communes,

- enfin, pour terminer, on teste la validité des structures mises en évidence, essentiellement par analyse discriminante.

2.3.1.Méthodes de description de la variabilité

La visualisation sur plan factoriel de la variabilité utilise deux méthodes principales: l'Analyse en Composantes Principales (A.C.P.) et l'Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.) (Benzecri 1980).

L'analyse en composantes principales normées se réalise à partir de données quantitatives métriques. La base descriptive repose sur la matrice des corrélations. Les nouvelles variables (factorielles) sont toutes indépendantes entre elles. Les variables initiales sont corrélées plus ou moins fortement à celles-ci. Les axes factoriels ont une inertie propre (% de la variabilité totale) dont la somme est égale à 100 %. Le pourcentage d'inertie des axes ainsi que leur décroissance de l'axe N à N+1 sont les critères d'une bonne définition.

L'analyse factorielle des correspondances, voisine de la précédente, diffère à quelques niveaux fondamentaux. Les données de départ sont des variables codées sous forme logique disjonctive (1-0) ou assez fréquemment un tableau de contingence généralisé (tableau de Burt).

Dans cette méthode les fréquences marginales des variables et des individus sont strictement identiques. Par conséquent les nuages des variables et des individus se superposent exactement ce qui n'est pas le cas pour l'ACP.

2.3.2. Recherche de groupes stables et tests de validité

Pour la recherche de groupes stables les classifications hiérarchiques sont utilisées. Les classifications ascendantes hiérarchiques se font à partir de données brutes quantitatives ou logiques ou sur des données transformées.

Pour tester la validité de groupes prédéfinis on utilise l'analyse factorielle discriminante. On peut également utiliser, pour les tests, une modalité créée par recodage d'une variable quantitative. La démarche la plus classique consiste à procéder pas à pas. Se basant sur la matrice de variance-covariance, l'algorithme de calcul cherche à maximiser la variance inter-groupes et à minimiser la variance intra-groupe.

La variable ayant le rapport F calculé le plus élevé est conservée et sert de base de calcul pour l'équation de la fonction linéaire discriminante. Cette dernière permet d'estimer la probabilité qu'a un individu affecté arbitrairement dans un groupe, d'y être en fonction de ses valeurs pour cette combinaison de variables. Un individu est considéré comme bien classé lorsqu'il est affecté dans son groupe de départ. On parlera ainsi de pourcentages de bien classés pouvant aller jusqu'à 100%.

2.3.3. Le logiciel de calcul

Le logiciel utilisé est **NDMS** (Noirot *et al.* 1987) qui constitue un ensemble de programmes d'analyse de données fonctionnant sur Goupil et PC compatibles. Il est produit Messieurs Noirot et Desjardin (ORSTOM Montpellier, route du Val Montferrand, France).

3. Résultats

3.1. La diversité de *A. esculentus* pour divers pays africains

L'identification spécifique des échantillons a montré qu'il n'y avait aucune accession de *A. caillei* originaire d'Afrique de l'Est ou Australe. La seule ambiguïté réside sur un échantillon (ORS-2162, numéro de collecte HSD-173), originaire de la province centrale du Soudan, qui présente tous les caractères d'un hybride inter-spécifique entre les deux espèces cultivées. Le collecteur a d'ailleurs noté "dark green pods" qui peut tout à fait correspondre à un fruit de *A. caillei* (Hamon 1985).

Dans le rapport de mission au Soudan, les auteurs mentionnent la présence de formes spontanées correspondant à *A. ficulneus* mais aucun échantillon ne fut collecté. Le seul échantillon de cette espèce ayant fleuri est l'accession ORS-3369 originaire du Sri-Lanka.

Dans ce qui suit, afin de donner une meilleure image comparative, nous avons représenté la diversité des nouveaux échantillons étudiés par rapport à celle des échantillons d'Afrique de l'Ouest.

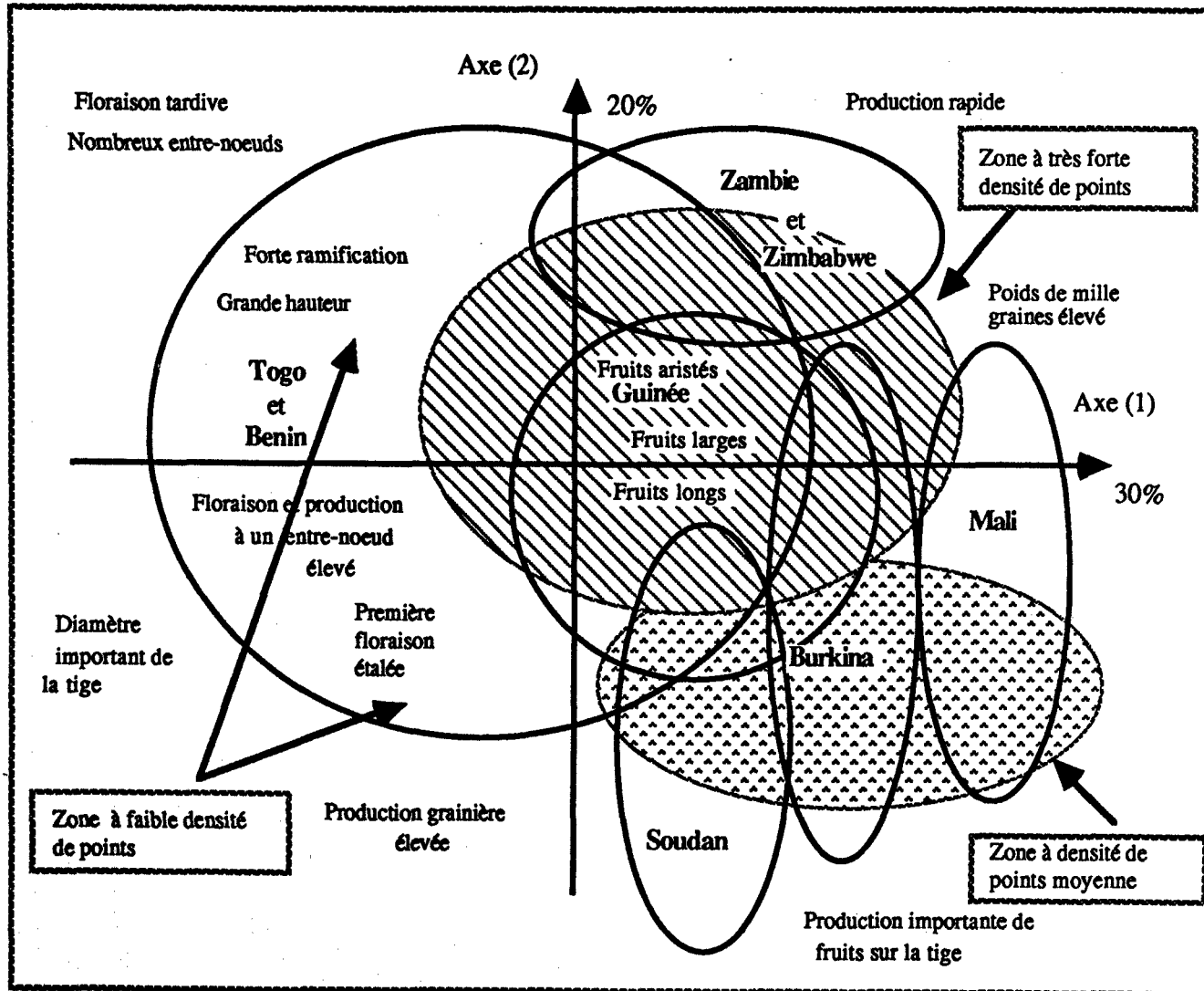
3.1.1. La variabilité morphologique

Un ensemble de 553 introductions a été retenu, il se compose des introductions suivantes :

<u>Afrique de l'Ouest :</u>	Bénin (135), Burkina Faso (45), Côte d'Ivoire (10), Guinée (45), Ghana (8), Mali (16), Togo (119),
<u>Afrique du Nord Est :</u>	Egypte (30),
<u>Afrique de l'Est :</u>	Soudan (95),
<u>Afrique Australe:</u>	Zambie-Zimbabwe (50).

Le plan factoriel (1x2) de l'analyse en composantes principales représente 50% de la variabilité totale. La répartition et l'amplitude de la diversité des pays sont schématisés sur la figure (2) par des ellipses délimitant les aires de variation. Sur le plan factoriel, les régions de forte densité de points, projetées au même endroit, sont représentées avec un fond gris. Le premier axe (30%) traduit l'opposition entre les plantes précoces, de petites dimensions et les tardives à l'encombrement spatial beaucoup plus important. Le deuxième axe (20 %) caractérise les niveaux de production. Il oppose les plantes à production rapide, mais faible, à celles ayant une production plus tardive, mais nettement supérieure.

Figure 2: Variabilité relative de Abelmoschus esculentus en fonction des origines géographiques



Du point de vue de la distribution des introductions sur le plan factoriel, on remarque que les plantes précoces de dimensions réduites sont les plus fréquentes.

L'axe de productivité connaît une densité de répartition des projections plus équilibrée. L'aire délimitée par le Togo et le Bénin est de loin la plus étendue. La densité des individus diminue considérablement sur la partie négative de l'axe 1. A l'opposé, celle du Mali est la plus petite. Elle correspond à des plantes très précoces mais à cycle très court et peu productives dans l'ensemble.

Les origines soudanaises, de précocité moyenne, ont un début de floraison étalé. Elles présentent cependant des capacités productives très importantes. Nous avons retenu pour des essais ultérieurs, les introductions ORS-2135 et ORS-2153 particulièrement intéressantes. Les cultivars de Zambie et du Zimbabwe ont un comportement qui traduit peut être une mauvaise adaptation. Ils produisent rapidement mais peu et pendant une très brève période.

Les échantillons originaires du Burkina Faso se positionnent sur le plan factoriel entre ceux du Mali et ceux du Soudan. Quant à la Guinée, elle présente des formes ressemblant à celles du Mali, géographiquement proche. Cependant, le nuage est très étalé. On y note des types semblables à ceux rencontrés au Togo et au Bénin.

Les aires de variabilité du Togo et du Bénin s'interpénètrent totalement. Il n'est pas possible de les distinguer. Elles sont les plus étendues. Ceci est lié, au moins partiellement, à la taille importante de l'échantillonnage. Mais, ce polymorphisme s'exprime aussi pour certains caractères qualitatifs. On y trouve de nombreux "variants" dont des fruits particulièrement longs (jusqu'à 40 cm) ou très gros (diamètre supérieur à 5 cm), des colorations originales (vert très clair assimilable à du blanc, rosé, quelquefois une surface granuleuse du fruits etc...).

L'opposition entre formes à fort et à faible développement végétatif correspond vraisemblablement à une sélection conjointe par l'Homme et l'environnement. Les faibles pluviométries de la zone sahélienne (Burkina Faso-Mali-Nord Guinée) favorisent la persistance de variétés précoces capables de produire intensément pendant un court laps de temps. Leur développement spatial est limité.

La morphologie des *A. esculentus* de région sèche est marquée par deux types majeurs de plantes.

-Un type variétal se rencontre dans le sud de la zone de culture du mil (*Pennisetum typhoides*). Les plantes sont semées en association avec cette céréale. Elles peuvent atteindre 2 à 3 mètres de hauteur. Les fruits sont courts (6-7 cm) penta-aristés et manifestent un changement de coloration en état sub-mature (jaune verdâtre plus ou moins violacé).

Tableau 4 : Fréquences des électromorphes des SKdH chez les gombos cultivés

A. ESCULENTUS

Electromorphes PAYS	S1	S2	S3	S4	S5	S6	Effectifs
Bénin	0,50	0,33	0,01	0,62			200
Burkina Faso	0,12	0,20		0,86			94
Cameroun	0,55	0,11		0,77			10
Côte d'Ivoire	0,33	0,55		0,44			55
Egypte	0,31	0,03		0,97			25
Guinée	0,04	0,30	0,01	0,77			66
Mali	0	0,26		0,73			15
Nigeria	0,28	0,52		0,47			21
Soudan	0,09	0,45		0,64			94
Togo	0,13	0,44		0,64			151
Zimbabwe	0,24	0,24	0,53	0,16	0,16	0,04	49
Générale	0,252	0,338	0,039	0,657	0,011	0,003	780

A. CAILLEI

SKDH PAYS	S1	S2	S3	S4	S5	S6	Effectifs
Bénin	0,25	1		1			78
Burkina Faso	0,28	0,67	0,08	0,92			12
Cameroun	1	1		1			10
Côte d'Ivoire	0,01	0,96		0,91			106
Guinée	0,04	0,82	0,02	0,94			51
Nigeria	0	1		1			7
Togo	0,03	0,92		0,99			119
Générale	0,065	0,923	0,006	0,982			383

Un autre type de plante des zones arides se rencontre au Burkina Faso mais surtout au Niger. La référence ORS-772 en est l'exemple typique. La plante de couleur verte très foncée, ne dépasse guère 60 cm de hauteur en fin de cycle. Très précoce, elle peut fleurir 35 jours après le semis. Ses fleurs sont émises avant le développement de la feuille axillaire correspondante, ce qui est une exception. Abondamment ramifiée à la base, elle ne donnera cependant que peu de fruits. Ceux-ci sont très courts (5cm) et aux côtes fortement proéminentes. Nous avons rencontré cette forme jusqu'à Agadès (Niger) où elle demeure la seule variété encore cultivée. Elle peut pousser à même le sable.

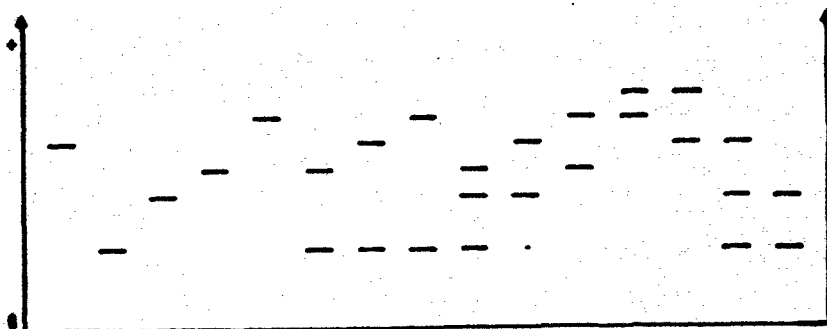
Le phénotype morphologique des plantes d'Afrique orientale est peu diversifié. Les cultivars de Zambie et du Zimbabwe sont très homogènes et ressemblent grandement à ceux de la collection U.S.D.A.. Au Soudan, les introductions présentent une particularité. Près de la moitié possède des fruits d'une couleur verte typique que nous avons appelée "vert d'eau".

3.1.2. Le polymorphisme enzymatique.

Nous évoquons plus loin (cf.3.3.2, p.36) les systèmes enzymatiques qui permettent d'identifier les différentes espèces. Nous ne traiterons ici que de la variabilité intra-spécifique des formes cultivées.

Les systèmes présentant une variabilité intraspécifique ne sont que trois. Il s'agit des glutamate oxalo-acétate transaminases (GOT), des alcool deshydrogénases (AdH) et des shikimate deshydrogénases (SdH). Nous avons reporté sur la figure (3), les profils électrophorétiques observés.

Figure 3: Profils enzymatiques observés pour les systèmes polymorphes de *A. esculentus*



En ce qui concerne les GOT, la différence entre les deux profils observés chez *A.esculentus*, porte sur deux électromorphes à migration rapide. Le phénotype commun présente trois bandes équidistantes, celui à cinq électromorphes est totalement absent de l'Afrique de l'Ouest, et de l'Afrique Australe. Il ne se rencontre qu'au Soudan ($f=0,5$) et en Egypte ($f=0,75$).

La variabilité, exprimée au niveau des AdH est très faible. La différence porte sur une bande à migration plus lente. Celle-ci n'est cependant rencontrée, tout comme pour les GOT, qu'au Soudan et en Egypte, mais cette fois avec des fréquences similaires, respectivement de 26,5% et de 32%.

Le système SdH est très important. C'est en effet le seul pour lequel l'espèce *A.esculentus* présente un polymorphisme sur l'ensemble du continent. Il est le seul variable également au sein de *A.caillei*. Six électromorphes différents sont identifiés et numérotés de S1 à S6 (figure 3).

Les fréquences observées des différents électromorphes SdH, en fonction des deux espèces, sont reportées dans le tableau (4). On constate qu'au sein de *A.esculentus*, les électromorphes S3, S5 et S6 sont, à de rares exceptions près, spécifiques du Zimbabwe. La Zambie et le Zimbabwe ne sont représentés que par 50 introductions mais leur variabilité est originale (13 génotypes différents y sont rencontrés).

L'Egypte possède la plus haute fréquence pour l'électromorphe S4. A l'opposé, le Bénin et le Cameroun ont une fréquence nettement supérieure de la forme S1. *A.caillei* est peu polymorphe, nous n'avons pas trouvé d'électromorphes S5 et S6 et peu de S3. Les électromorphes S2 et S4 sont par contre très fréquents (> 90%).

3.1.3. Bilan de la diversité des formes cultivées

L'Afrique de l'Ouest renferme une diversité tout à fait intéressante pour de nombreuses caractéristiques propres aux types cultivés. Ceci résulte vraisemblablement du fait que chaque cultivateur sélectionne quelques cultivars qu'il reconnaît visuellement et que la culture est rarement faite sur une grande échelle. La sélection de mutations est, de plus, tout à fait simple avec un mode de reproduction quasi autogame.

Néanmoins si on recherche une diversité génétique "plus profonde" que l'on rattache ici à la diversité isoenzymatique il semble que l'on doive plutôt considérer l'Afrique orientale. Dans cette région, au Soudan en particulier, on rencontre aussi des formes particulièrement intéressantes pour la production bien que la diversité morpho-phénologique y soit très réduite.

3.2. La variabilité des formes spontanées

Avant de détailler les résultats rappelons les objectifs majeurs de l'étude des formes spontanées. On doit tenter de répondre aux trois questions fondamentales suivantes:

- 1° les espèces spontanées sont-elles génétiquement plus polymorphes que les formes cultivées ?
- 2° existe-t-il une organisation structurée, compartimentée, au sein des formes spontanées ?
- 3° est-il possible d'introduire une partie de leurs caractères chez les cultivés ?

Dans un premier temps, les caractères morphologiques et enzymatiques sont utilisés pour tenter de quantifier les différences entre les espèces *A. manihot* et *A. moschatus*. (Cf. 3.2.1.) Dans une seconde phase l'évaluation vise à la recherche de groupes au sein des espèces spontanées (Cf. 3.2.2. et 3.2.3). Enfin quelques résultats préliminaires concernant les hybridations sexuées sont présentés (Cf. 3.2.2.3). On donnera également quelques informations obtenues grâce au polymorphisme des fragments de restriction réalisée pour la première fois chez le gombo (Cf. 3.3.3.).

3.2.1. Critères communs et distinctifs entre *A. manihot* et *A. moschatus*

Les valeurs moyennes et les caractéristiques de distribution obtenues, pour l'ensemble des descripteurs, pour chaque espèce, sont reportées dans le tableau (5).

3.2.1.1. Les caractères morphologiques

Pour tenter de visualiser les différences entre *A. manihot* et *A. moschatus* une analyse en composantes principales est réalisée en utilisant les variables morphologiques.

Le plan factoriel (1x2) donne une bonne approche de la différence entre *A. manihot* et *A. moschatus*. Il correspond à 60 % de l'inertie totale du nuage (figure 4).

Le premier axe (50 %) correspond à un niveau de différenciation interspécifique. De ce point de vue *A. manihot* s'oppose très nettement à *A. moschatus*. *A. manihot* est caractérisé, en général, par des plantes de grande taille, avec de nombreux entre-noeuds, un fort diamètre à la base de la tige principale.

Au niveau reproductif *A. manihot* manifeste une floraison nettement plus tardive que *A. moschatus*. Le poids de mille graines est supérieur mais le nombre de grain de pollen par anthère, le nombre d'ovules et de graines par fruit sont inférieurs.

Tableau 5: Caractéristiques moyennes et distribution des caractères quantitatifs observés chez A.manihot et A.moschatus

Aspect	Variable	Espèce	Moy.	E. T.	Diss.	Appl.	C.V.	Min.	Max.	Norm.	Nb.var.	
Développement Végétatif	Hauteur (m)	<i>A.manihot</i>	2,43	0,40	-0,80	0,40	16,00	1,40	3,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	1,76	0,30	0,30	-0,40	19,00	1,20	2,60	oui	35	
	Diamètre (mm)	<i>A.manihot</i>	45,60	6,00	0,10	-0,30	13,00	34,00	52,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	24,00	4,70	1,00	1,30	19,00	16,00	39,00	oui	35	
	Nb d'Entre Noeud	<i>A.manihot</i>	51,80	9,00	-0,10	0,70	17,00	31,00	75,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	36,30	7,60	2,10	6,70	21,00	24,00	68,00	oui	35	
	Nb Rameaux	<i>A.manihot</i>	17,80	16,00	3,10	10,00	90,00	1,00	86,00	NON	23	
		<i>A.moschatus</i>	12,40	3,60	0,70	-0,40	29,00	7,00	21,00	oui	35	
	Forme des feuilles	L1 (cm)	<i>A.manihot</i>	23,00	2,80	-0,40	-0,30	12,00	16,00	29,00	oui	23
			<i>A.moschatus</i>	16,00	2,50	1,90	6,80	16,00	12,00	27,00	oui	35
L2 (cm)		<i>A.manihot</i>	9,40	4,20	0,50	-1,00	45,00	3,00	17,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	4,30	1,90	0,88	0,20	46,00	2,00	9,40	oui	35	
L3 (cm)		<i>A.manihot</i>	15,10	8,40	0,40	-1,20	55,00	4,00	29,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	4,70	2,50	1,00	0,90	54,00	1,70	13,00	oui	35	
Long. Pétiole (cm)		<i>A.manihot</i>	27,80	5,80	0,30	-0,20	21,00	17,00	40,00	oui	23	
		<i>A.moschatus</i>	16,10	4,40	2,90	10,60	28,00	11,00	36,00	oui	35	

Tableau 5: Caractéristiques moyennes et distribution des caractères quantitatifs observés chez A.manihot et A.moschatus

Aspect	Variable	Espèce	Moy.	E. T.	Diss.	Appl.	C.V.	Min.	Max.	Norm.	Nb. var.
Structure reproductive	Nb Anthères/FL	<i>A.manihot</i>	105,00	24,00	-2,60	6,60	23,00	118,00	126,00	oui	16
		<i>A.moschatus</i>	106,00	7,70	0,23	-0,80	7,30	93,50	122,00	oui	17
	Nb Ovules/FL	<i>A.manihot</i>	105,00	12,00	1,70	3,20	12,00	40,00	145,00	oui	16
		<i>A.moschatus</i>	144,50	11,40	0,86	0,62	7,90	127,00	174,00	oui	17
	Nb Pollen/Anth.	<i>A.manihot</i>	156,00	25,00	-0,20	-0,20	16,00	104,00	385,00	oui	16
		<i>A.moschatus</i>	203,20	29,70	-0,50	1,00	14,60	127,00	265,00	oui	17
	Graines/Fruit	<i>A.manihot</i>	67,50	10,00	-0,20	-1,20	15,00	51,00	82,00	oui	18
		<i>A.moschatus</i>	103,00	22,00	-0,10	-1,20	22,00	59,00	142,00	NON	39
	Poids de Mille (grammes)	<i>A.manihot</i>	14,00	1,40	1,00	2,00	10,00	11,30	18,20	oui	18
		<i>A.moschatus</i>	10,70	1,80	0,30	-0,80	17,00	8,00	14,80	oui	39
	Nb. Seg. Epic	<i>A.manihot</i>	4,80	0,51	0,45	-0,70	10,50	4,10	5,80	oui	11
	Lag. Seg. Epic	<i>A.manihot</i>	1,44	0,25	0,14	-1,20	17,30	1,10	1,90	NON	14
Long. Seg.Epic	<i>A.manihot</i>	4,20	0,80	-0,45	-0,33	19,20	2,40	5,40	oui	14	
Précocité de floraison	Sem. Floraison (semaines)	<i>A.manihot</i>	12,40	1,90	-0,60	0,00	16,00	8,00	16,00	oui	18
		<i>A.moschatus</i>	9,30	3,70	-0,20	-1,10	39,00	2,00	16,00*	oui	39
	Délaï de Floraison (semaines)	<i>A.manihot</i>	5,10	1,20	-0,40	0,10	24,00	2,00	7,00	oui	18
		<i>A.moschatus</i>	4,70	1,40	-0,30	-0,80	29,00	2,00	7,00	oui	39

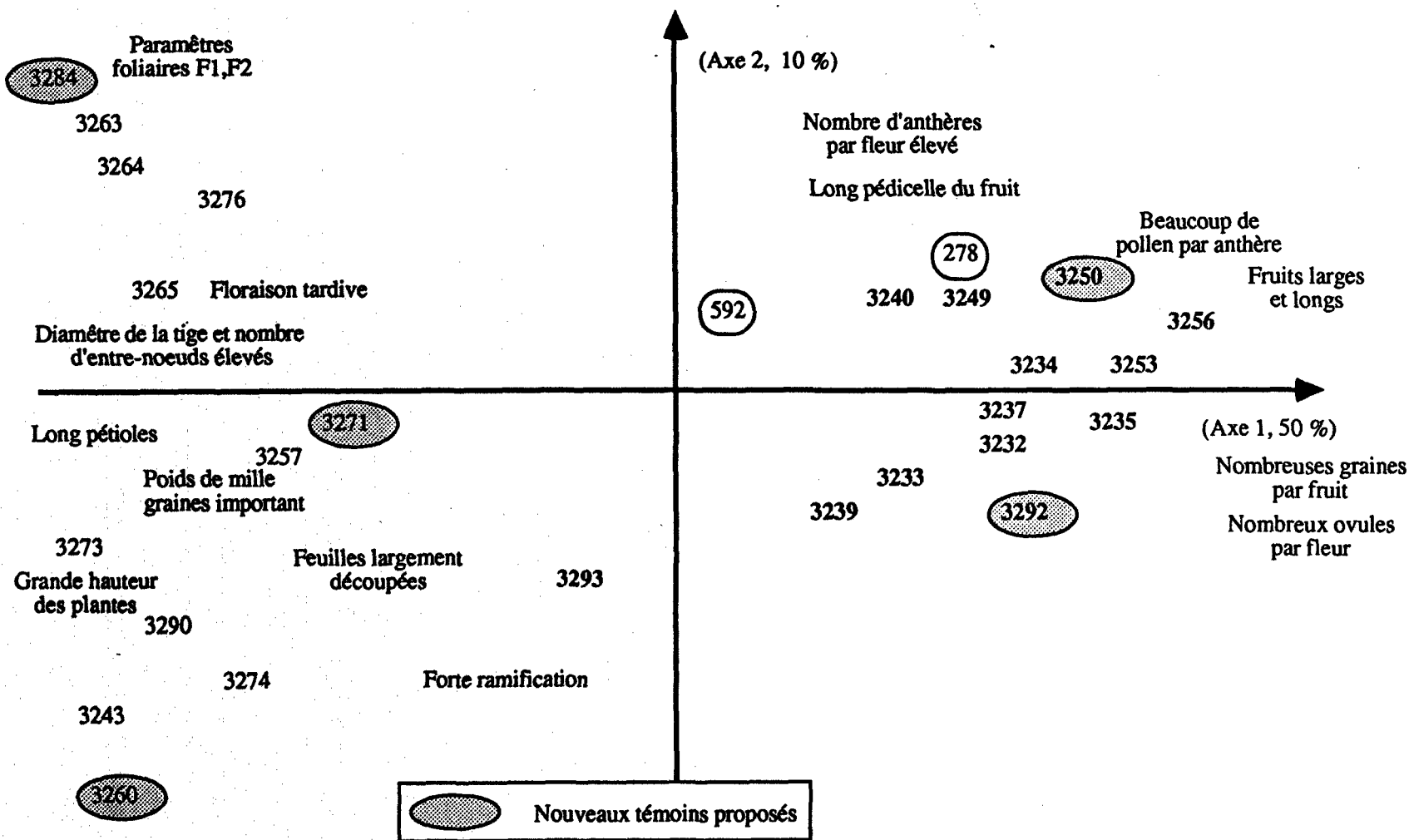
Tableau 5: Caractéristiques moyennes et distribution des caractères quantitatifs observés chez A.manihot et A.moschatus

Aspect	Variable	Espèce	Moy.	E. T.	Diss.	Appl.	C.V.	Min.	Max.	Norm.	Nb. var.
Aspect des fruits	Long. Fruits (cm)	<i>A.manihot</i>	47,50	5,60	0,13	-0,90	11,80	38,80	57,80	oui	14
		<i>A.moschatus</i>	66,41	6,58	-0,37	0,00	9,90	52,00	80,00	oui	17
	Lag. Fruits (cm)	<i>A.manihot</i>	18,56	2,90	0,29	0,32	15,50	12,60	24,80	oui	14
		<i>A.moschatus</i>	26,47	2,50	0,20	-1,00	9,44	23,00	31,00	oui	17
	Long. Pédicelle (cm)	<i>A.manihot</i>	73,39	21,60	1,20	0,80	29,40	49,80	127,00	oui	16
		<i>A.moschatus</i>	82,80	15,90	1,30	0,67	19,30	62,00	121,00	oui	17

Tableau 6: Pouvoir discriminant (A.moschatus - A.manihot): Variables classées par ordre décroissant

Analyse N°1	Moyenne E.T. %B.C.			Analyse N°3	Moyenne E.T. %B.C.		
	Moyenne	E.T.	%B.C.		Moyenne	E.T.	%B.C.
Nombre d'ovules par fleur	<i>A.manihot</i>	103,84	8,10	Poids de mille graines	<i>A.manihot</i>	13,90	1,10
	<i>A.moschatus</i>	144,02	9,40		<i>A.moschatus</i>	10,37	1,40
Diamètre de la tige principale	<i>A.manihot</i>	46,20	6,10	NB de graines / fruit	<i>A.manihot</i>	64,60	11,20
	<i>A.moschatus</i>	25,45	4,70		100	<i>A.moschatus</i>	107,70
Analyse N°2	Moyenne E.T. %B.C.			Analyse N°4	Moyenne E.T. %B.C.		
	Moyenne	E.T.	%B.C.			Moyenne	E.T.
Nombre d'entre noeuds	<i>A.manihot</i>	53,60	5,80	Longueur de la feuille (L1)	<i>A.manihot</i>	23,60	2,20
	<i>A.moschatus</i>	35,63	7,20		<i>A.moschatus</i>	16,50	1,80
Semaine de floraison	<i>A.manihot</i>	12,60	2,10	Longueur pédicelle	<i>A.manihot</i>	28,80	5,00
	<i>A.moschatus</i>	7,21	3,00		100	<i>A.moschatus</i>	15,80

Figure 4: Polymorphisme global comparé de deux espèces spontanées de gombo: *Amoschatus*, *A.manihot*



Le deuxième axe (10 %) correspond au domaine de la variabilité intraspécifique. Il est associé au nombre d'anthères par fleur, à la longueur de pédicel de la fleur et du nombre de rameaux sur la tige. La variabilité interne de *A.moschatus* est moindre par rapport à celle de *A.manihot*.

Il faut remarquer que dans l'espèce *A.manihot* il y a deux variétés qui "ressemblent" assez fortement à *A.moschatus* pour l'ensemble des caractères considérés. Il s'agit malheureusement des témoins ORS-278 et ORS-592. Interviennent les caractères suivants:

- le nombre de pollen par anthère élevé à très élevé,
- le nombre d'entre-noeuds sur la tige réduit,
- la hauteur maximale de la tige principale faible (environ 1,20m),
- le diamètre de la tige principale faible.

Ces deux témoins, utilisés jusqu'à maintenant, car seuls disponibles avant la collecte en Thaïlande, montrent que leurs particularités spécifiques les situent très nettement en dehors du spectre de diversité des formes thaïlandaises. Il va de soi qu'à l'avenir, pour une étude similaire, il conviendra d'utiliser d'autres témoins. Ceux-ci pourraient être par exemple ORS (3260, 3271, 3260) qui comme on le voit, entourés de gris, sur la figure 4 permettent un marquage plus précis des limites de l'aire de diversité.

Hormis les caractères morphologiques évidents (type de feuille) ou de segments de l'épicalice on peut se demander quels sont les caractères les plus discriminants entre les deux espèces spontanées. Dans la collection originaire de Thaïlande on peut distinguer *A.manihot* et *A.moschatus* par analyse discriminante en faisant intervenir plusieurs combinaisons (Ci) de caractères qui donnent de 100 % à 90% d'échantillons bien classés. Dans le tableau (6) les caractères discriminants sont réportés avec les valeurs moyennes pour chaque espèce et les pourcentages de bien classés obtenus au cours des analyses. Il s'agit de:

- C1 Nombre d'ovules par fleur et diamètre de la tige principale,
- C2 Nombre d'entre-noeuds sur la tige principale et semaine de floraison,
- C3 Poids de mille graines et nombre de graines par fruit,
- C4 Longueur L1 des feuilles et longueur du pédicelle.

3.2.1.2. Les allocations de ressources reproductives

Les allocations reproductives des deux espèces spontanées sont très nettement différentes. L'objectif principal étant, dans ce cas précis, de les comparer simultanément avec les formes cultivées. On renvoie donc le lecteur au paragraphe 3.3.4.

3.2.1.3. Caractères enzymatiques distinctifs

Les profils détaillés, rencontrés pour chaque système et par espèce, sont réportés au paragraphes 3.2.2.1 pour *A.manihot* et 3.2.3.1. pour *A.moschatus*.

Les analyses de classification montrent que trois systèmes permettent une bonne discrimination entre les deux espèces étudiées ce sont:

- les inositol deshydrogénases (IdH),
- les malate deshydrogénases (MdH),
- les phosphoglucose isomérases (PGI).

Le système inositol deshydrogénase permet de discriminer complètement *A.manihot* de *A.moschatus*. En effet *A.manihot* est caractérisé par des profils présentant des combinaisons des bandes 1, 4, 6, 7, 9. A l'opposé, *A.moschatus* n'a que des profils avec les bandes 6, 8, 10.

Le système malate deshydrogénase est caractérisé par de très nombreuses bandes (environ une quinzaine) mais les deux plus rapides sont systématiquement présentes chez *A.moschatus* et absentes chez *A.manihot sensu stricto*. Les accessions ORS (3269 à 3273) ne répondent pas à cette règle mais ce sont également les exceptions pour les IdH et PGI. Ces accessions proviennent de la région de Chang Mai en Thaïlande et présentent également des caractères morphologiques particuliers. On reviendra donc sur ce problème au chapitre 3.2.2.2.(p.43).

Le système des phospho-glucose isomérases permet de distinguer les deux espèces avec une efficacité de l'ordre de 90 %. *A.manihot* est caractérisé par la présence de la bande 8 et l'absence de la bande 5 (sauf 3 variétés de *A.manihot* qui possèdent les bandes 7 et 9). *A.moschatus* possède les bandes 3 et (ou) 5.

Au sein de *A.moschatus* il y a cependant trois accessions qui posent des problèmes et qui font que la discrimination n'est pas de 100 %, ce sont:

- 3236 avec le profil 6, 7;
- 3245 avec le profil 4, 6;
- 3254 avec le profil 1, 3, 4, 6, 8.

Le profil 4, 6 est présent chez *A.manihot*. Le profil de 3254 est à peine différent du profil (1, 3, 4, 6, 8, 10) qu'on trouve chez *A.manihot*. Le profil de 3236 n'est ni caractéristique des bandes de *A.manihot* ni de *A.moschatus*. Les profils discriminants pour les IdH et PGI sont résumés ci-dessous dans la figure 5.

ICD		PGI			ICD		PGI		
9	9	9	8	6	10				
		7			8				
	4	6	6	6			5		5
				4			3	3	
1									
<i>A. manihot</i>					<i>A. moschatus</i>				

Figure: 5 Combinaisons des électromorphes discriminants *A. manihot* et *A. moschatus*

Les systèmes AdH et PGM ne permettent pas de séparation entre les deux espèces sauvages. Dans les deux espèces considérées les systèmes des alcool deshydrogénases est caractérisé par la présence des bandes 3, 5, 6 et dans les systèmes des phospho-gluco matases les bandes 2,4,7 et 10 sont fréquentes.

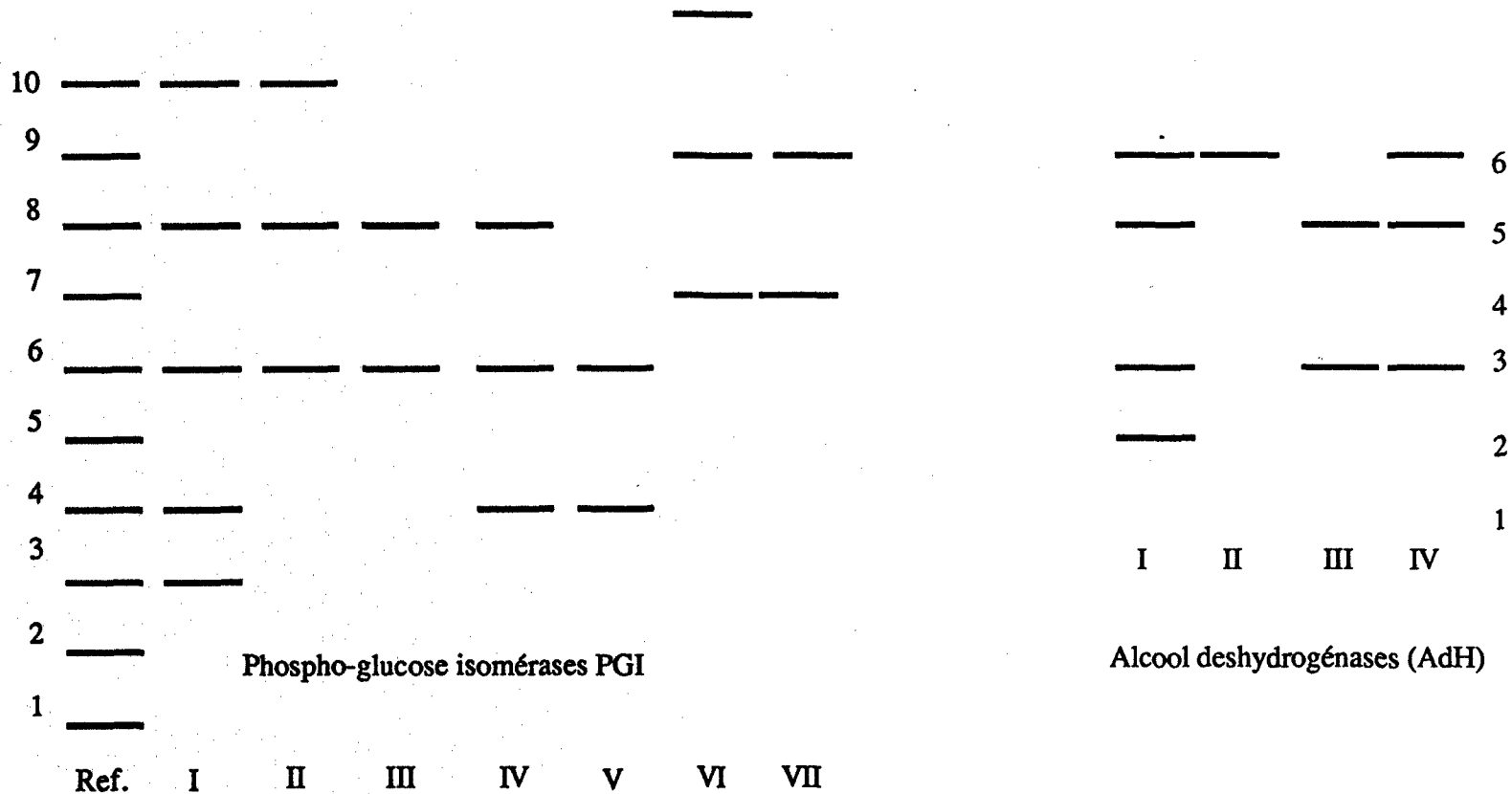
3.2.2. Les différents groupes au sein de *A. manihot*

Pour tenter d'identifier la structure intra-spécifique nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique. Les données enzymatiques, quant à elles sont transformées dans un tableau du Burt pour pouvoir utiliser plus aisément l'analyse factorielle des correspondances.

3.2.2.1. Les groupes isoenzymatiques

La révélation des profils enzymatiques sur les formes spontanées donne d'aussi bons résultats que pour les formes cultivées. Néanmoins les graines, et donc les embryons, étant plus petites il faut prendre garde de ne pas trop diluer lors de la préparation de l'échantillon. Les profils enzymatiques répertoriés et les répartitions génotypiques sont reportés sur les figures 6 (a, b et c).

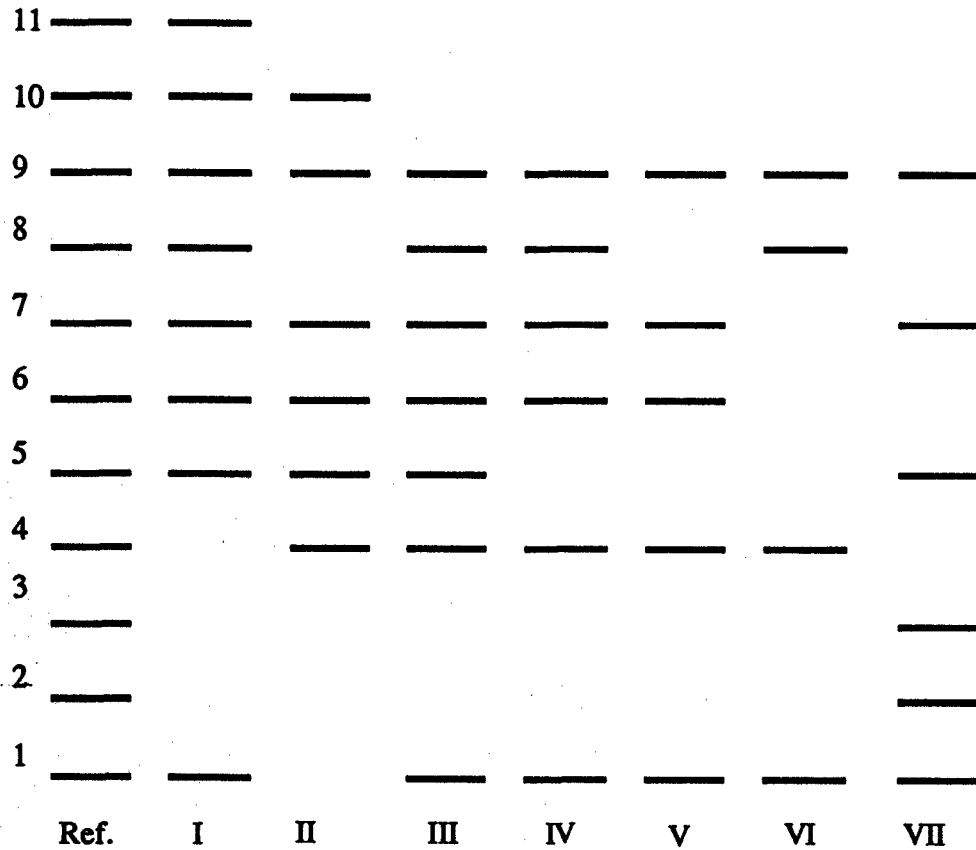
Figure 6a: Zymogrammes PGI et ADH chez *A.manihot*



I 278, 3273, 3274, 3290
 II 3263, 3264, 3266, 3277
 III 3260, 3262, 3265, 3268, 3289
 IV 592, 3271, 3281, 3288
 V 3243, 3248, 3257, 3267
 VI 3286
 VII 3276, 3285

I 592
 II 3266
 III 3289
 IV 278, 3240, 3248, 3257, 3258 3260
 3262, 3263, 3264, 3265, 3267, 3268
 3270, 3271, 3273, 3274, 3276, 3277
 3279, 3281, 3285, 3286, 3288

Figure 6b : Profils Isocitrate deshydrogénases chez *A. manihot*



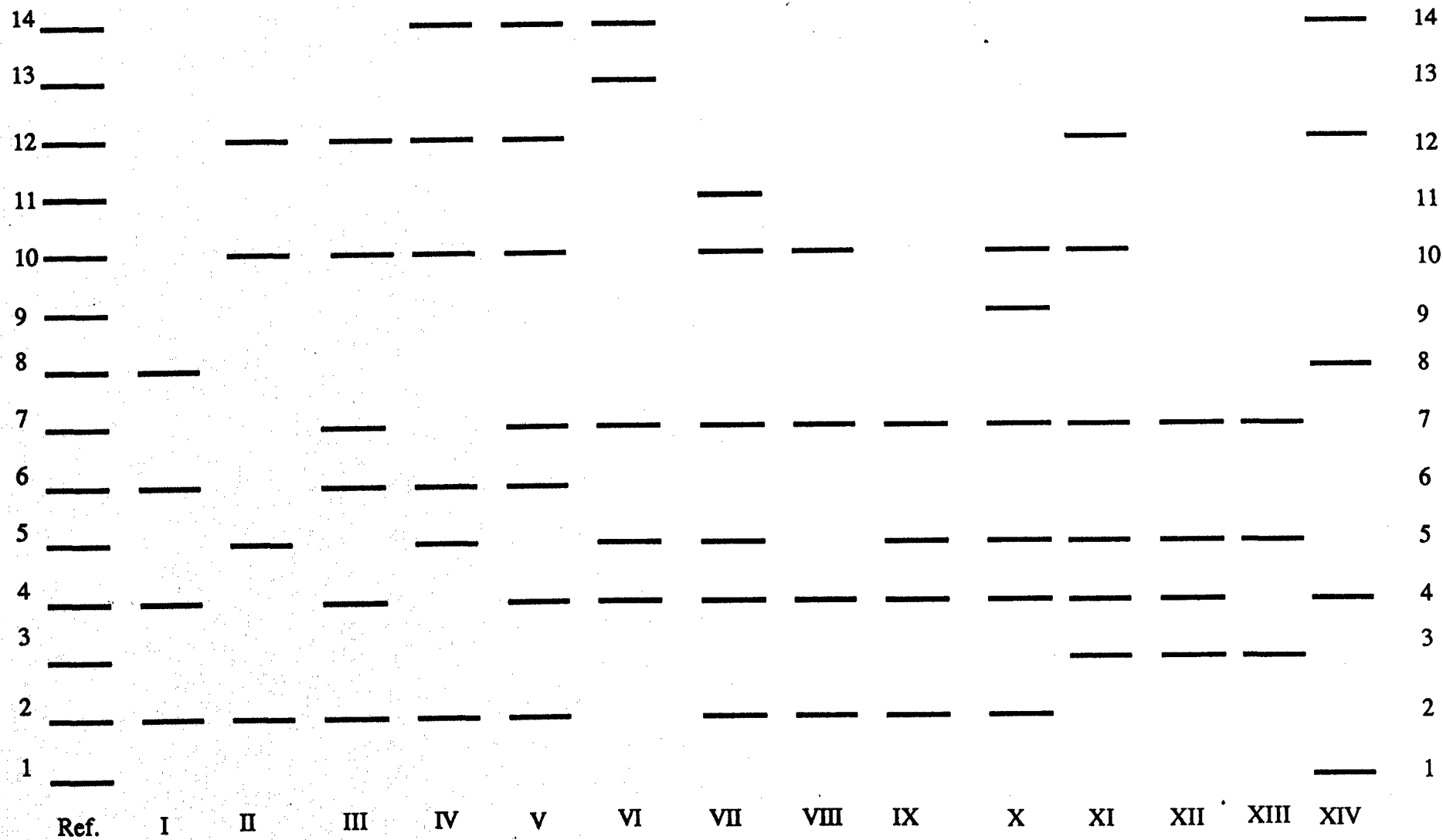
Répartition zymogrammes PGM

I	278, 3290
II	3257
III	3260, 3262, 3263, 3266
IV	3258, 3267
V	3264, 3265
VI	3286
VII	3277, 3289,
VIII	592
IX	3270, 3271
X	3268, 3281, 3288
XI	3276, 3285
XII	3274
XIII	3273
XIV	3243, 3248

Répartition zymogrammes IdH

I	278, 3273, 3274
II	3270, 3290
III	3271
IV	3276, 3277, 3282, 3288
V	592, 3243, 3260, 3262, 3264
VI	3265, 3268, 3281, 3286
VI	3248, 3257, 3258, 3263,
VI	3266, 3285, 3289
VII	3267

Figure 6c: Profils Phospho-glucomutases observés chez A.manihot



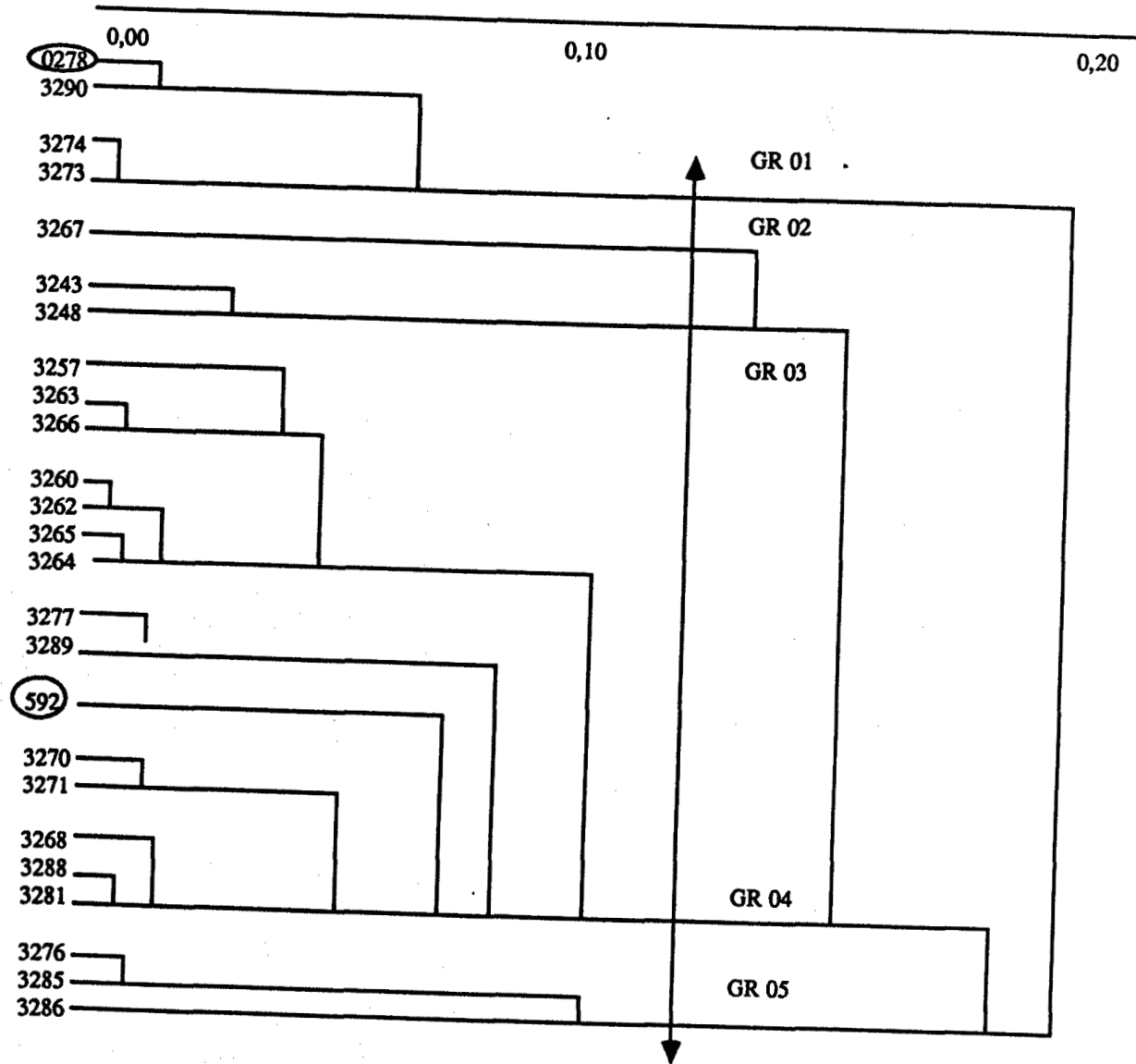


Figure 7: Classification ascendante hiérarchisée sur les échantillons de A. manihot de Thaïlande

L'analyse factorielle des correspondances met en évidence un certain nombre de bandes à fréquences très faibles qui présentent une forte corrélation entre-elles. Ce sont les bandes: PGM3, PGM8, IdH10, IdH11, PGI1, PGI3, PGI7 et PGI9. Les accessions correspondantes sont reportées dans le tableau (7).

Electromorphes	Accessions
PGM3	3274, 3273, 3276, 3285
PGM8	3243, 3248, 278, 3290
IdH10	278, 3273, 3274, 3290, 3270
IdH11	278, 3273, 3274
PGI 1	278, 3273, 3274, 3290
PGI 3	278, 3273, 3274, 3290
PGI 7	3276, 3285, 3286
PGI 9	3276, 3285, 3286

Tableau 7: Accessions de *A.manihot* à électromorphes rares

La classification ascendante hiérarchique effectuée à partir des coordonnées des individus sur les axes factoriels et sur l'ensemble des accessions de *A.manihot* est reportée sur la figure 7. On peut scinder le dendrogramme en cinq groupes dont certains sont caractérisés par des profils spécifiques. C'est le cas des variétés ORS (278, 3273, 3274, 3290) - (groupe 1) et des variétés ORS (3276, 3285, 3286) - (groupe 5). Ils sont faciles à distinguer sur la base de leur profil de bandes. Par contre, les variétés ORS (3257, 3260, 3262, 3263, 3264, 3265, 3266) - (groupe 4) n'ont pas de bandes caractéristiques qui les discriminent des autres variétés car il y a une part de variabilité commune pour les différents systèmes.

3.2.2.2. La variabilité morphologique

La recherche de groupes morphologiques stables, bien définis au sein des espèces est délicate car la plupart des variables sont distribuées normalement et associées en analyse multivariée. Elles donnent ainsi une image du polymorphisme distribué en continuum.

La clé taxonomique de Van Borssum Waalkes (1966), reprise dans le tableau 2 (p.10), définit l'espèce *A. manihot* d'après le nombre et la forme des segments de l'épicalice de la manière suivante: possède 4 à 8 bractéoles (eq. segments de l'épicalice) d'une longueur de 10 à 30 mm, de forme ovale, persistantes jusqu'à maturité du fruit. La capsule (fruit) fait de 3,5 à 6 cm de long c'est à dire qu'il est plus long que les bractéoles.

Sur notre échantillonnage, le nombre moyen de segments de l'épicalice est de 4,8 (amplitude de 4,1 à 5,8). La largeur oscille entre 11 et 26 mm avec une moyenne de 14 mm. La largeur des segments de l'épicalice n'est pas distribuée normalement (tableau 5, pp.31-33) mais présente une distribution bimodale. Il y a deux groupes caractérisés par une largeur des segments inférieure à 1,4 cm ou supérieure à 1,5. La longueur des segments de l'épicalice va de 2,4 à 5,4 avec une moyenne de 4,2 c'est à dire une valeur supérieure à la référence taxonomique.

Si l'on tente d'effectuer une analyse discriminante sur la base de la largeur des segments de l'épicalice il n'y a aucun descripteur quantitatif, parmi ceux étudiés, qui permette une distinction efficace. On peut citer parmi les accessions ayant les segments les plus larges les introductions ORS (3241, 3248, 3257, 3263, 3277) et parmi celles aux segments les plus fins ORS (3269, 3271, 3273, 3274, 3290). Ces dernières correspondent, en majorité, aux introductions déjà citées et originaires de la région de Chiang Mai et dont les zymogrammes sont particuliers.

Il semble par contre, lorsque l'on tente de constituer des groupes, sans à priori, sur la base des variables à distribution normales, que la longueur des segments de l'épicalice (limite +/- 4,1cm) et le nombre d'anthères par fleur (limite +/- 100 anthères par fleur) soient des critères à observer dorénavant de très près car ils sont certainement importants.

Sans que des groupes structurés apparaissent nettement, les effectifs étant encore limités, il est bon de souligner quelques particularités rencontrées sur les échantillons qui, par leur nature imprévisible à priori, n'en demeurent pas moins intéressantes. Nous donnons donc quelques informations sur des introductions qu'il conviendrait, à l'avenir, d'étudier avec une attention spéciale.

ORS-3265 constitue une des exceptions notables à la règle des cinq carpelles chez les espèces sauvages (voir aussi *A.moschatus* ORS-3255). Un nombre de carpelles supérieur à cinq n'est commun que chez les formes cultivées (ce caractère, rencontré parmi les formes cultivées a une hérédité monogénique). On peut donc suspecter cet état de fait comme résultant d'une introgression avec des formes cultivées. En effet une sympatrie entre *A.esculentus* et *A.manihot* plus des hybrides inter-spécifiques stériles ont bien été identifiés sur les lieux de collecte (Hamon *et al.* 1987). La population d'origine (N°45) se situe en bord de route et fut l'une des plus grandes rencontrées. Elle est disséminée sur une surface totale de plus de trois hectares.

ORS-3258,ORS-3274: Il s'agit de deux numéros pour lesquels bien que la floraison d'abondante à très abondante, la production de fruits n'en demeure pas moins limitée à quasi nulle. Il y a deux types de plantes dans ces accessions. Le premier, largement majoritaire, est particulièrement duveteux, ses feuilles sont laciniées et il produit peu. L'autre, plus classique, produit normalement. Des essais d'interpollinisation, non reportés ici, montrent que ces accessions sont mâle fertiles mais présentent des difficultés de nouaison. Des expériences complémentaires sont nécessaires pour déterminer la nature du phénomène (incompatibilité peu probable ou défaut du système d'autopollinisation).

ORS-3270 et ORS-3271: les segments de l'épicalice, habituellement verdâtres sont ici plus violacés, ce sont des plantes très productives et très originales dont nous parlons à plusieurs reprises dans ce rapport.

ORS 3273: ses fruits sont assez gros pour un *A.manihot* et particulièrement velus tout comme la tige et les autres organes aériens. Les fruits et les feuilles sont d'un joli vert clair.

ORS 3274 (voir aussi 3258): produit de nombreux rameaux secondaires très érigés et s'oppose aux autres types dont l'architecture est plutôt de tendance monopodiale.

ORS 3276: Les rameaux primaires ou secondaires développent des tiges qui se transforment en une structure "pseudo-florale" (formation de segments de l'épicalice puis avortement et départ d'une tige).

Tous ces numéros particuliers sont issus de la région située à l'Ouest de Chiang Mai en Thaïlande. On peut y ajouter les origines du Sri-Lanka qui présentent un port et un type foliaire totalement différents de celui des plantes de Thaïlande. Cependant le nombre limité de graines au départ (6 à 10), la faible germination, la forte photosensibilité ont fait que ce matériel n'a pu être correctement exploité.

Tableau 8 : Résultats des fécondations intra *A. manihot*

		Nombre de fécondations	Fréquence de réussite	Nombre de de graines	Poids total (grammes)	P1000 graines	Nombre de graines par fruit
3271	278	32	68	1212	16,46	13,5	55,1
	3243	27	44	417	5,86	14,0	34,7
	592	30	10	118	1,56	13,2	39,2
	3271	-	-	-	-	15,5*	50*
3243	278	40	85	2114	20,24	9,5	62,2
	3271	30	80	1503	21,54	14,3	61,2
	592	33	94	2150	30,09	14,0	69,3
	3243	-	-	-	-	14,5*	54*
592	278	36	64	888	10,16	11,4	38,4
	3271	30	77	1142	15,77	13,8	49,6
	3243	30	77	1264	16,58	13,1	54,9
	592	-	-	-	-	13,2*	49*
278	592	30	40	218	3,34	15,3	18,1
	3271	30	53	333	3,51	10,5	20,8
	3243	30	20	172	2,51	14,6	19,1
	278	-	-	-	-	15,5*	50*

Tableau 9 : Production effective d'hybrides testée par électrophorèse

	278	3243	592	3271	
278		-	-	-	+ : production d'hybrides - : non production
3243	+		+	+	
592	-	+		+	
3271	+	+	-	-	

3.2.2.3. Les compartiments reproductifs

Les quatre variétés utilisées précédemment en croisement avec *A. esculentus* femelle (Cf.2.2.4.2.,p.19) ont été intercroisées suivant un schéma de pollinisations réciproques. Les résultats sont réportés dans le tableau (8). Pour chaque combinaison on a noté les paramètres suivants:

- le nombre de fécondations réalisées,
- le nombre de fécondations réussies,
- le nombre de graines par fruit,
- le poids de mille graines correspondant.

Les pollinisations furent réalisées tôt dans la matinée, entre 6 et 7 heures, sans émasculatation. Dans ce contexte on s'attendait, si on se réfère aux résultats précédents sur les formes cultivées, à des taux de nouaison voisins de 95 %. En fait il n'en est rien puisque seule la combinaison (ORS-3243 x ORS-592) donne un pourcentage de nouaison de 94%.

Par contre quatre combinaisons (ORS-3271 x ORS-3243, ORS-3271 x ORS- 592, ORS-278 x ORS-592, ORS-278 x ORS-3243) entraînent des taux d'échec supérieurs à 50%. Le principe de la pollinisation double repose sur l'idée suivante: un défaut de pollinisation pour une raison quelconque doit être compensé par un apport d'autopollen afin d'assurer le minimum de graines nécessaire pour assurer une nouaison. Ici il semble qu'il y ait eu fécondation des ovules mais avortement ce qui ne permet pas à l'autopollen d'effectuer la compensation.

La pollinisation avec dégénérescence plus ou moins précoce des embryons se confirme au niveau grainier car le nombre de graines obtenues par fruit est souvent très bas. Ceci est particulièrement vrai pour les croisements impliquants ORS-278 comme géniteur femelle (variété qui ne dispose que d'une cinquantaine d'ovules au départ) mais également dans les combinaisons telles que ORS-592 x ORS-278, ORS-3271 x ORS-3243 et ORS-3271 x ORS-592.

Le poids de mille graines résultant des croisements, pour une même femelle, lorsqu'on le compare à celui de graines issues d'autofécondation, se révèle inférieur dans les combinaisons suivantes: ORS-3243 x ORS-278, ORS-592 x ORS-278, ORS-278 x ORS-3271. Ces croisements donnent de nombreuses graines dépourvues d'embryons.

La dormance des graines fraîchement récoltées s'est révélée si importante que l'essai de comptage sur plantules fut un échec total. On a donc du détecté les hybrides par électrophorèse (tableau 9) mais une estimation précise (%) n'a pu être réalisée.

On s'aperçoit ainsi que la variété ORS-278 utilisée comme femelle ne donne jamais d'hybrides. Prise comme mâle, elle en produit avec ORS-3243 et ORS-3271. Par contre elle ne donne rien avec ORS-592 comme nous l'avions déjà constaté, à plusieurs reprises lors d'expériences antérieures.

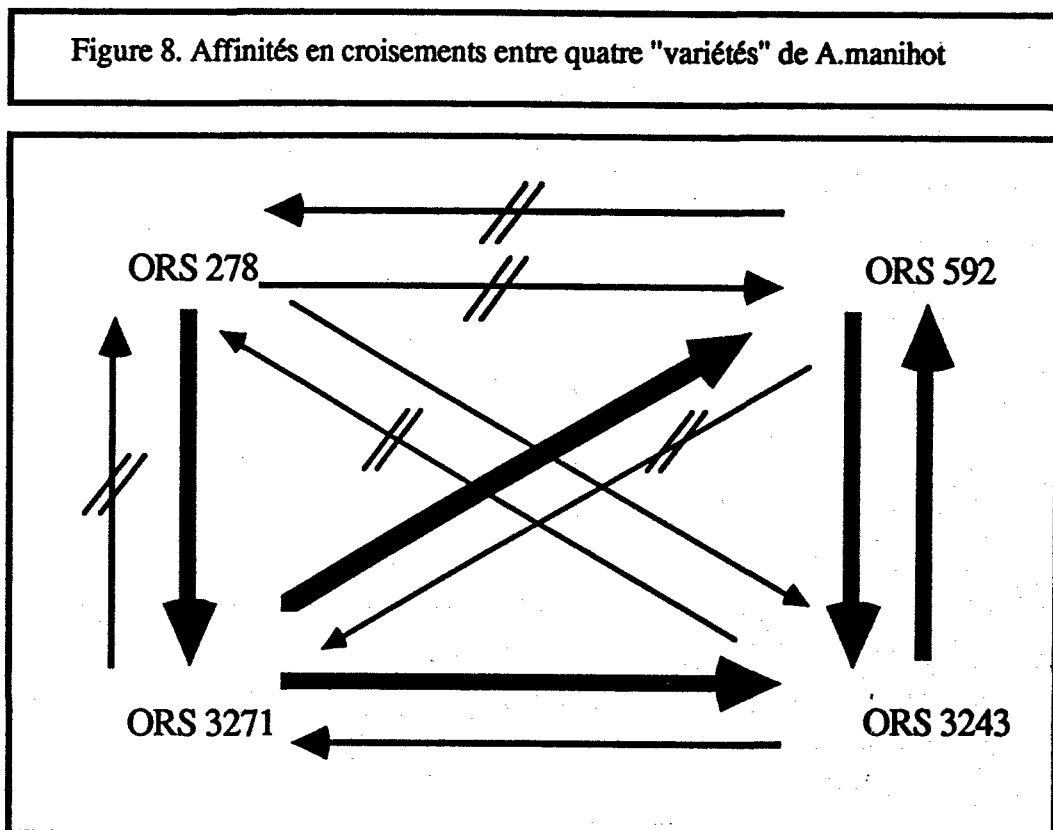
Dans l'autre sens du croisement on voit que ORS-592 refuse également ORS-278. Par contre elle accepte les deux autres pollens, mais choisie comme pollinisatrice elle ne produit des hybrides qu'avec ORS-3243.

La figure 8, ci dessous, permet de visualiser l'ensemble des évènements en présentant un schéma des inter-croisements possibles entre les quatre variétés étudiées. Il existe deux situations principales pour les possibilités d'obtention d'embryons F1:

- une forte barrière reproductive entre ORS-278 et ORS-592,
- pas de barrière entre ORS-592 et ORS-3243 et entre ORS-3243 et ORS-3271.

On pourrait être tenté de considérer ORS-3271 et ORS-3243 comme intermédiaires entre ORS-278 et ORS-592 mais il faut souligner que ORS-278 et ORS-3271 d'une part et ORS-592 et ORS-3243 d'autre part semblent plus affines entre elles.

Figure : 8 Niveaux d'affinité en croisement entre quatre accessions particulières de *A.manihot*



3.2.3. Les différents groupes au sein de l'espèce *A.moschatus*

Les échantillons étudiés proviennent de deux origines la Thaïlande et les Maldives.

3.2.3.1. Les groupes isoenzymatiques

Les zymogrammes observés sur l'ensemble des échantillons et la fréquence génotypique sont reportés dans les figures 10 (a, b et c).

Un des résultats, parmi les plus remarquables mis en évidence chez *A.moschatus*, est la très grande uniformité de la collection originaire des Maldives par rapport à celle de Thaïlande. En effet les origines des Maldives ne présentent pas de polymorphisme pour les systèmes PGM, PGI et IdH et l'on ne trouve que trois profils différents pour le système AdH. Ils sont reportés ci-dessous (figure 9). La présence des bandes 2, 3, 5 et l'absence de la bande 4 sont tout à fait caractéristiques de cette origine.

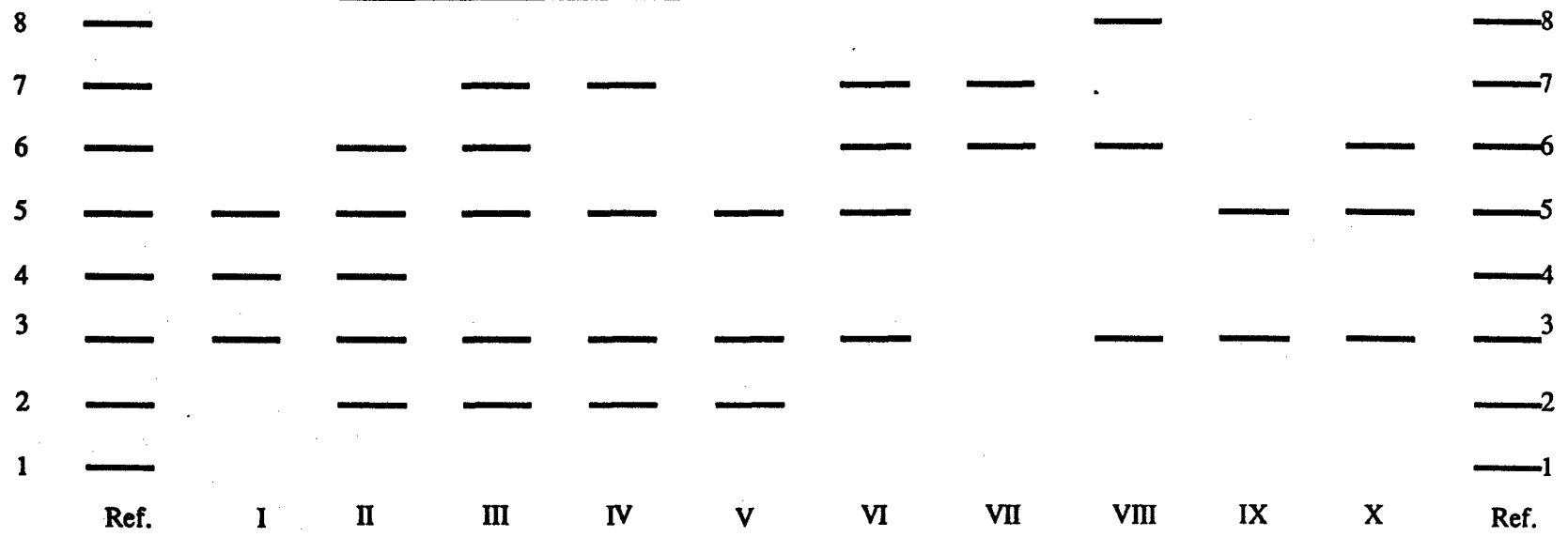
			-7
	-	-	-6
		-	-5
-	-	-	-3
-	-	-	-2

Figure : 9 Profils enzymatiques AdH rencontrés au sein de la collection des Maldives

Une classification ascendante hiérarchisée a été réalisée sur les zymogrammes des échantillons de Thaïlande, le dendrogramme est représenté sur la figure 11. Les accessions peuvent être considérées comme structurées autour de quatre groupes majeurs.

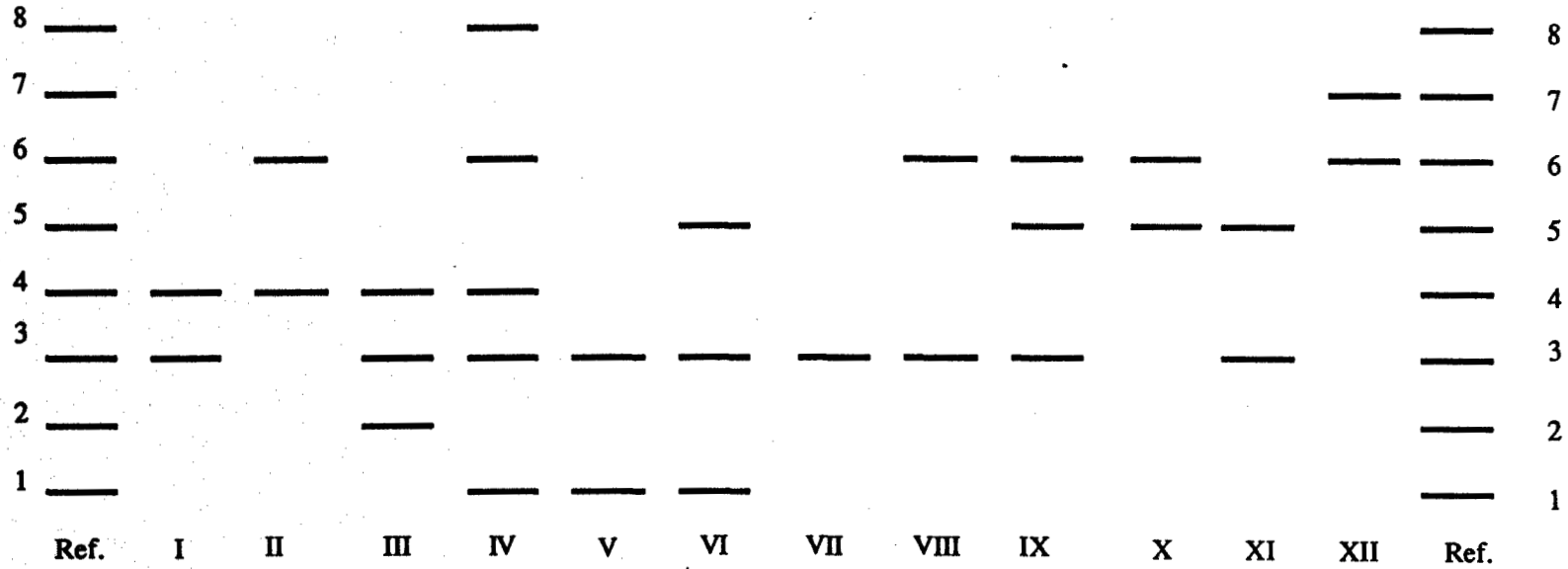
Les accessions qui forment le groupe 1 (ORS-3246, ORS-3255, ORS-3275, ORS-3280) sont caractérisées par la présence sélective des bandes AdH2, AdH4, PGI2 et PGI4. Les accessions du groupe 4 (ORS-280, ORS-3234, ORS-3235 et ORS-3240) ont des profils proches surtout pour les PGM (présence systématique de la bande 3). Ces accessions diffèrent entre elles par les systèmes AdH et PGI.

Figure 10a: Zymogrammes Alcool deshydrogénases *A.moschahus*



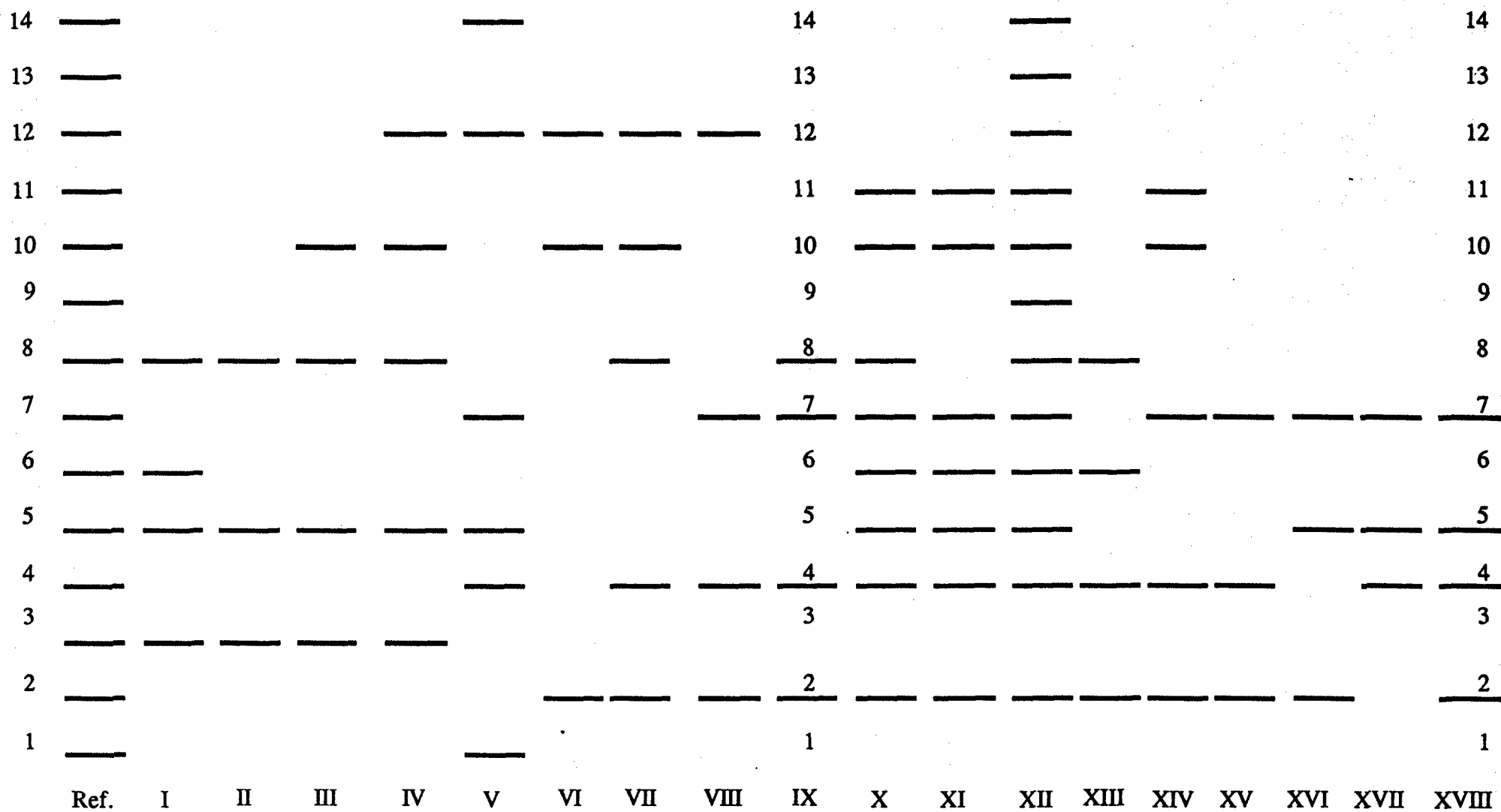
- | | | | |
|-----|---|------|--|
| I | 280, 3370 | VI | 3245 |
| II | 3237, 3246, 3255, 3275, 3280 | VII | 3247, 3249, 3293 |
| III | 3245 | VIII | 3250 |
| IV | 3419, 3422, 3423, 3424, 3426,
3427, 3428, 3429, 3430 | IX | 3253 |
| V | 3420, 3421 | X | 3230, 3231, 3232, 3233, 3234, 3235,
3236, 3239, 3240, 3242, 3244, 3252,
3254, 3256, 3291, 3292, 3380 |

Figure 10b: Zymogrammes Phospho-glucose isomérases *A.moschatus*



I	280,3234, 3235	VII	3247, 3293
II	3245, 3370	VIII	3244, 3249, 3250, 3253
III	3246, 3255, 3275, 3280	IX	3380
IV	3254	X	3237, 3240, 3291
V	3252	XI	3231, 3232, 3233, 3239, 3242, 3292
VI	3230, 3256		3419, 3420, 3421, 3422, 3423, 3424
			3425, 3426, 3427, 3428, 3429, 3430
		XII	3236

Figure 10c: Profils Phospho-glucomutases observés chez *A.moschatus*



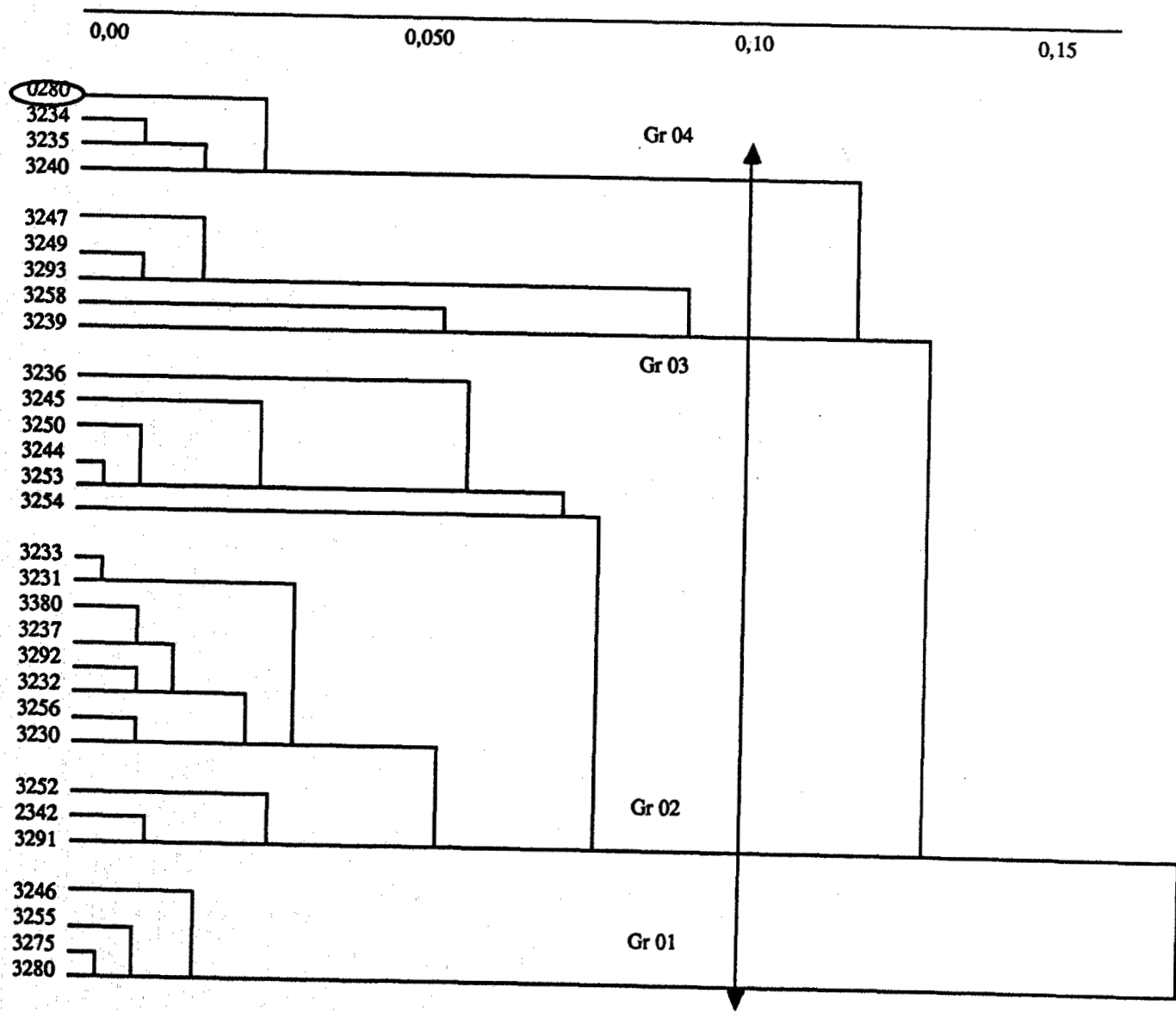
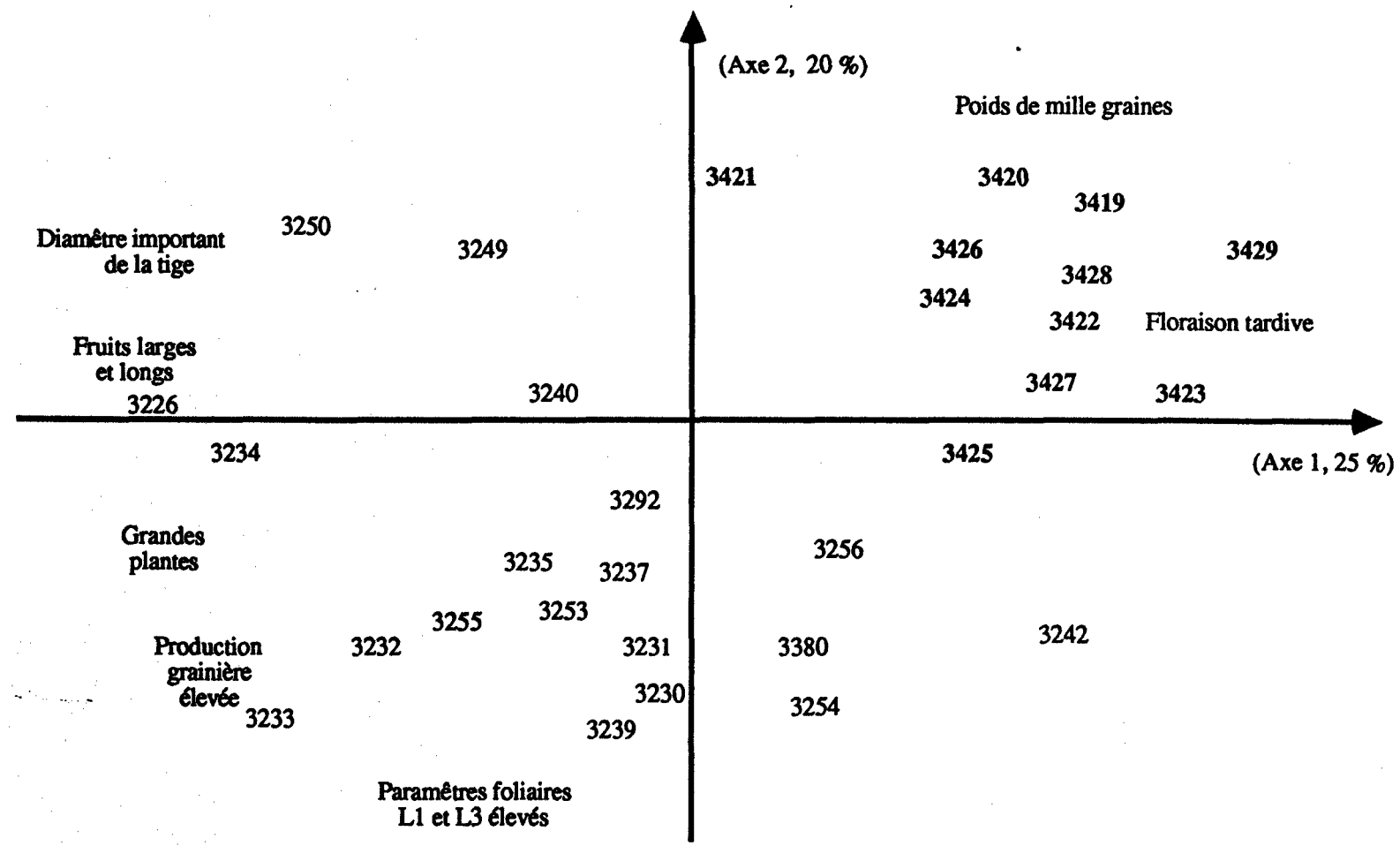


Figure 11: Classification hiérarchisée sur les échantillons de A.moschatus de Thaïlande

Figure 12: Analyse en composantes principales réalisée sur les échantillons de Thaïlande (xxxx) et Maldives (xxxx)
Abelmoschus moschatus



Le groupe 1 apparait très différent des autres, les accessions correspondantes seront à examiner très scrupuleusement du point de vue morpho-phénologique. Le groupe 3 qui comprend 5 accessions se rattache au groupe 4. Le groupe quantitativement le plus important est le 2 (17 accessions). Il se subdivise en trois sous groupes.

3.2.3.2. Variabilité morphologique

3.2.3.2.1. Discrimination Maldives-Thaïlande

Sur la figure 12 est représenté le plan factoriel (1*2) d'une analyse en composantes principales réalisée sur l'ensemble des caractères quantitatifs notés pour les échantillons de *A.moschatus*.

L'axe 1 (25%) est caractérisé (corrélation positive) par la floraison tardive et (corrélation négative) par la hauteur des plantes, le diamètre à la base, la longueur du fruit, sa largeur. L'axe 2 (20%) est associé (corrélation positive) au poids de mille graines, et (corrélation négative) aux fortes valeurs des paramètres foliaires (L1, L2) ainsi qu'au nombre de rameaux primaires.

On remarque, du point de vue de la distribution des points sur le plan (1*2), que la collection des Maldives (symbolisée en caractères plus gras) est moins polymorphe que celle de Thaïlande. Les plantes originaires des Maldives présentent, dans nos conditions d'évaluation, une floraison plus tardive. Les plantes sont plus petites et produisent peu de graines par fruit. Les deux aires de variabilité ne se chevauchent pas.

Il y a donc une nette différence de "morphotype" entre les deux origines géographiques. Si l'on exclut l'échantillon ORS-3249 la discrimination entre les deux origines est de 100%. La différence entre la Thaïlande et les Maldives, comme le souligne le tableau 10, se fait non pas sur des critères de développement, sujets à caution, mais sur des bases "plus biologiques" que sont le nombre de graines par fruit (133 - 82) et le poids de mille graines (10 - 12,5).

Pays	Poids de mille graines		Graines par fruit	
	Moy.	E. T.	Moy.	E. T.
Thaïlande	10,0	1,3	133,4	21,0
Maldives	12,5	0,9	82,1	05,1

Tableau 10: Caractéristiques des variables discriminantes entre *A.moschatus* de Thaïlande et des Maldives

L'échantillon thaïlandais ORS 3249, mal classé sur la base des critères ci-dessus, peut se distinguer sur la base de la semaine de floraison car les plantes des Maldives sont plus tardives.

3.2.3.2.2. Groupes au sein des origines thaïlandaises

La précocité de floraison est trop variable pour être utilisée comme paramètre discriminant inter-origines au sein de la collection de Thaïlande (CV=48%). Néanmoins il existe deux groupes de précocité que l'on peut scinder sur la base suivante: (précoce = floraison en semaine 5, tardif = floraison en semaine 12). 90% des individus de ces deux groupes, testés en analyse discriminante, sont bien classés suivant une combinaison des trois variables suivantes: 1 nombre de graines par fruit, 2 largeur des fruits, 3 nombre d'anthères par fleur (tableau 11). Ces trois variables, comme précédemment, sont des "descripteurs biologiques" peu influencés par l'environnement.

Groupe	Graines par fruit	Largeur fruit	Anthères par fleur	Ovules par fleur	Longueur fruit
Précoce	106,2 - 22,5	26,5 - 2,5	104,1 - 8,1	145,3 - 12,4	65,5 - 6,6
Tardif	131,0 - 9,0	24,6 - 1,7	106,2 - 7,3	147,1 - 9,6	67,6 - 8,0

Tableau 11: Variables discriminantes entre les *A.moschatus* de Thaïlande
(moyennes-écart types)

Le caractère le plus remarquable est, peut être, la différence du nombre de graines par fruit car il n'est pas distribué suivant une loi normale chez *A.moschatus* (tableau 5, p.31). On peut distinguer deux groupes au sein des formes précoces de Thaïlande, l'un a de l'ordre de 75 graines par fruit et l'autre 125. Ce qui est le plus surprenant est que cette observation ne traduit pas une différence au niveau du nombre d'ovules initialement disponibles mais semble être le reflet d'une meilleure efficacité au niveau de la production grainière.

On peut se demander s'il ne s'agit pas de problèmes d'autostérilité, ou d'un handicap mécanique au niveau de l'autofécondation, ...?). Un phénomène analogue, mais beaucoup plus marqué, a été évoqué chez quelques *A.manihot*. (Cf. 3.2.2.2., p.42).

La répartition des accessions dans les différents groupes est la suivante:

Floraison tardive ORS (3230, 3231, 3232, 3233, 3242, 3255, 3256, 3380)

Floraison précoce à moins de 100 graines par fruit ORS (3237, 3239, 3240, 3249, 3292)

Floraison précoce (plus de 100 graines par fruit) ORS (3234, 3235, 3236, 3244, 3245, 3246, 3247, 3250, 3253, 3280)

3.3. Différences entre formes cultivées et spontanées

3.3.1. Variabilité morpho-phénologique

La variabilité morpho-phénologique des deux espèces cultivées *A.esculentus* et *A.caillei* est importante. Ceci est particulièrement vrai en Afrique de l'Ouest car en Afrique de l'Est et Australe la diversité morphologique y est plus limitée (3.1.1,p.23). Les espèces spontanées, sur la base des échantillons observés, présentent pour chacune quelques types assez différenciés correspondant à des origines particulières où à des "sous-espèces". Les différences morphologiques entre les espèces cultivées et spontanées sont évidentes et relèvent plus de la botanique *sensu stricto* que de notre problématique.

Nous avons vu qu'il était possible, avec certes des degrés de réussite assez faible (p.19), d'obtenir des hybrides entre les formes cultivées et les espèces spontanées. Quoiqu'il en soit les possibilités modernes de transfert génique, utilisant la voie non sexuée, font actuellement de tels progrès qu'il sera possible, à plus ou moins long terme, de les réaliser. Il nous faut, par conséquent, mentionner les différences qui sont susceptibles de présenter un intérêt au niveau de l'amélioration des formes cultivées et les marqueurs moléculaires qui permettront un suivi au cours des générations successives.

De notre point de vue il y a quelques caractéristiques des formes spontanées étudiées à considérer avec intérêt:

Les premiers sont évidemment les caractères de résistance aux diverses maladies des régions tropicales dont les deux plus critiques pour les plantes maraichères sont les nématodes et les viroses. Nous avons constaté au cours de ces expérimentations l'excellent comportement des formes spontanées face à la virose Leaf Curl en particulier.

Système		<i>A.manihot</i>	<i>A.moschatus</i>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>
AdH	2	0,04	0,04		
	3	0,97	0,93		
	4		0,17		
	5	0,97	0,90		
	6	0,97	0,67	1,0	1,0
	7		0,36	*	*
	IdH	1	0,89		1,0
2		0,04		1,0	
3		0,04		1,0	
4		0,85		1,0	
5		0,26	0,02	1,0	1,0
6		0,70	1,0	1,0	1,0
7		0,74			1,0
8		0,56	1,0	1,0	1,0
9		1,00			
10		0,19	1,0	1,0	1,0
11		0,11			
PGM	1	0,07	0,02		
	2	0,74	0,84	1,0	
	3	0,15	0,10		1,0
	4	0,85	0,76	1,0	
	5	0,59	0,38	1,0	
	6	0,37	0,14	1,0	
	7	0,74	0,76	1,0	
	8	0,15	0,26		
	9	0,11			
	10	0,67	0,36	1,0	1,0
	11	0,11	0,17		
	12	0,48	0,14		
	13	0,04			
	14	0,26	0,02		
PGI	1	0,15	0,10		
	2		0,10		
	3	0,15	0,90		
	4	0,48	0,19	1,0	1,0
	5		0,57		
	6	0,89	0,24	1,0	1,0
	7	0,11	0,02		
	8	0,70	0,02	1,0	1,0
	9	0,11			
	10	0,33		1,0	1,0
	11	0,04			1,0
	12				1,0
	13				1,0
	14				1,0

Tableau 12: Fréquences relatives des électromorphes pour les quatre espèces

Les seconds sont l'aspect pérenne manifesté par les deux espèces. Les accessions de *A.moschatus* de Thaïlande, contrairement à celles du Togo et Bénin (étudiées précédemment) supportent très bien les recépages et donnent des plantes très touffues. Les accessions de *A.manihot*, sauf les témoins ORS-278 et ORS-592, se multiplient par contre très bien le bouturage à condition de choisir des tiges "agées" mais non sénescentes.

Enfin, mais cela est peut être utopique, on pourrait se pencher également sur les mécanismes qui assurent des comportements très fructifères des formes spontanées ou qui conduisent quelquefois à l'élaboration de plantes harmonieusement constituées.

3.3.2. Variabilité enzymatique

La variabilité morpho-phénologique des formes cultivées en Afrique de l'Ouest est supérieure à celle des autres origines. Par contre le polymorphisme enzymatique est nettement plus important en Afrique de l'Est au sens large.

La comparaison entre les espèces, reportée dans le tableau 12, est basée sur le calcul, pour chaque espèce, de la fréquence relative des différents électromorphes pour les systèmes AdH, IdH, PGM et PGI.

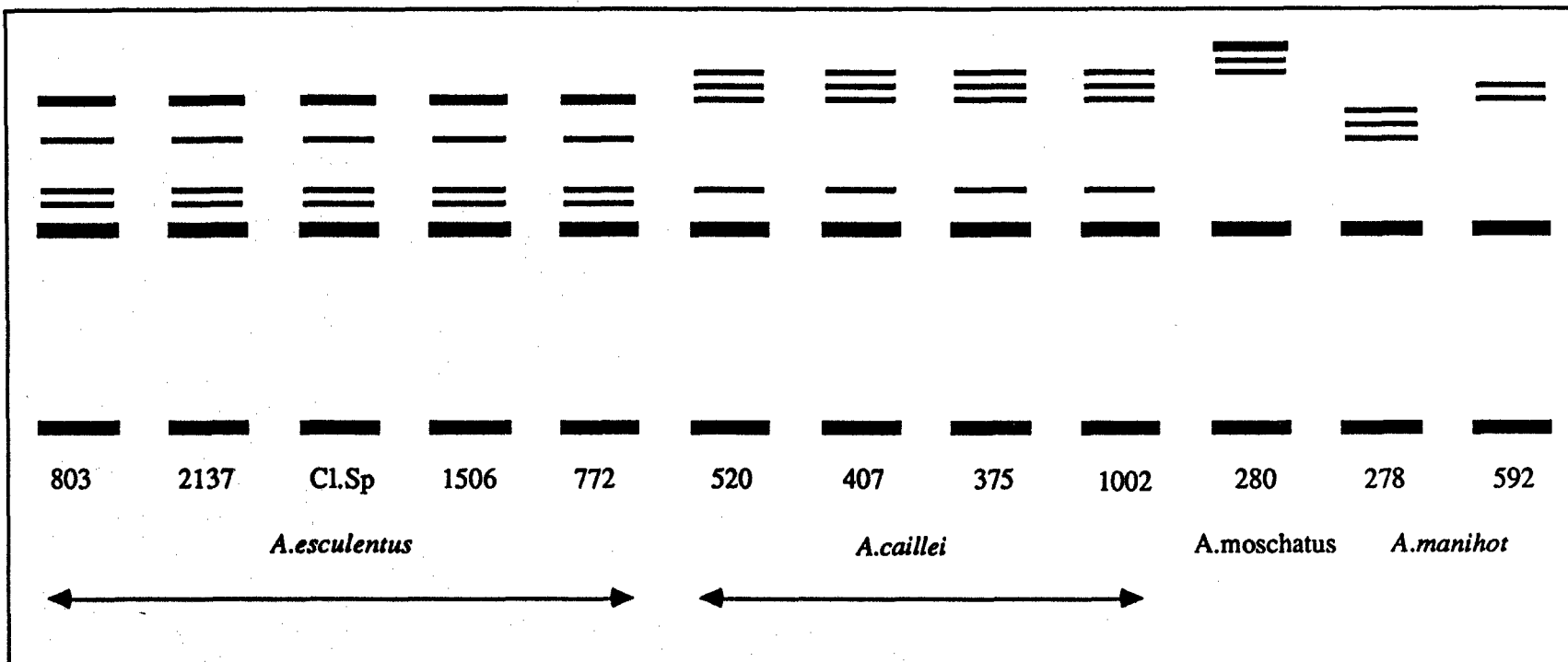
Nous n'avons pas révélé les systèmes GOT et SdH sur les colylédons des formes spontanées pour des raisons "conservatoires" (Cf.2.2.2.,p.17) qui sont précisément les systèmes variables des formes cultivées. Ainsi le tableau 12 semble opposer le polymorphisme des espèces spontanées au monomorphisme des espèces cultivées. Ce qui est une déformation, légèrement accentuée, de la vérité.

On voit clairement que l'espèce *A.manihot* est variable pour les systèmes IdH, PGM et PGI mais monomorphe pour les Adh et MdH alors que l'espèce *A.moschatus* est variable pour les systèmes AdH, PGM et PGI et monomorphe pour les IdH et MdH.

3.3.3. La diversité au niveau de l'ADN, les RFLP

Les techniques d'investigation moléculaire ont fait de nombreux progrès au cours de cette décennie surtout depuis l'essor de celles qui permettent d'étudier la structure moléculaire des acides nucléiques. Cependant ces nouvelles méthodologies sont toujours mises au point et appliquées sur des plantes dites "phares" ou en d'autres termes des plantes de grande importance économique la plupart du temps cultivées dans des pays développés.

Figure 13: Profils de restriction de "l'ARN ribosomal" digéré par EcoRI pour différentes espèces du genre *Abelmoschus*



L'analyse du polymorphisme des fragments de restriction (R.F.L.P.) commence à être utilisée, en routine, dans notre laboratoire sur le riz par De Kochko. Elle n'a jusqu'à ce jour jamais été appliquée aux gombos.

Les résultats reportés concernent nos variétés "classiques" pour lesquelles les origines et les morphologies sont nettement distinctes soient:

-cinq variétés de *A.esculentus* (ORS-772, 803, 1506, 2137, Clemson Spineless),

-quatre variétés de *A.caillei* (ORS-375, 407, 520),

-trois échantillons de spontanés dont nous disposons en grande quantité se répartissant entre un *A.moschatus* (ORS-280) et les deux *A.manihot* témoins ORS (278 et 592).

Après extraction de l'ADN, digestion par l'enzyme Eco R1, migration sur gel d'agarose à 0,8%, transfert sur une membrane de nitrocellulose, dénaturation, hybridation avec la sonde d'"ADN ribosomal" et révélation colorée, non radioactive, on obtient les profils de restriction représentés sur la figure 13.

Deux bandes sont très intenses et constantes chez tous les échantillons. Les différences n'apparaissent que dans la partie supérieure.

Les cinq variétés de *A.esculentus* présentent toutes le même profil. Il est distinct par quatre bandes de celui des trois échantillons de *A.caillei*, qui sont également homogènes. Ces deux espèces, tout comme au niveau isoenzymatique, apparaissent monomorphes et sont facilement distinguables.

Les trois échantillons de formes spontanées ont des profils différents entre eux et différents des espèces cultivées. Les deux "variétés" ou plutôt sous espèces ORS-278 et ORS-592 dont nous avons vu qu'elles étaient génétiquement complètement isolées (Cf. 3.2.2.3.,p.45) ne présentent entre elles aucune homologie si ce n'est celle commune à tous les échantillons analysés. Le témoin de l'espèce *A.moschatus* ORS-280 présente les trois bandes les plus lentes dont une est commune avec *A.esculentus*.

En conclusion il faut noter que cette méthodologie nous donne des résultats qui sont en entière conformité avec ceux que nous avons obtenu par d'autre voies aussi bien au niveau isoenzymatique (niveau polymorphique faible des espèces cultivées, différences nettes entre elles) que reproductif (barrières reproductives entre ORS-278 et ORS-592). Cette méthode, maintenant au point et rapide à mettre en oeuvre, apparaît fort prometteuse pour la bonne compréhension de l'organisation génétique des espèces surtout pour les espèces complexes *A.manihot* et *A.moschatus*.

3.3.4. Les allocations de ressources reproductives sexuées.

L'étude des allocations de ressources reproductives sexuées présentent un intérêt particulièrement évident pour les plantes cultivées dont la partie consommée est un fruit. Mais cet intérêt dépasse largement son aspect pragmatique car dans le contexte présent du genre *Abelmoschus* nous avons à faire à des espèces de haut niveau ploïdique et toutes plus ou moins issues de spéciation par amphiploïdie (Cf. 1.2., p.11). Ceci implique la coexistence de plusieurs génomes de base et corrélativement, comme dans de nombreuses situations, un mode de reproduction autocompatible. Les données pour toutes les accessions étudiées sont reportées en annexe 6.2. où elles sont rangées par ordre croissant de la valeur du log de P/O.

Les moyennes et leurs caractéristiques, par espèce, sont reportées dans le tableau 5 (Cf. 3.2.1.1., p.31). La morphologie florale des gombos est tout à fait propice à l'autogamie mais offre une opportunité évidente pour l'allogamie (Hamon et Koechlin en préparation). Ce sont les travaux de Cruden (1977) et ses conclusions sur le rôle prépondérant du rapport Pollen / ovule pour la prévision du mode de reproduction qui nous ont conduit à examiner cet aspect. Les travaux présentés ci-dessous permettent de comparer les deux espèces spontanées et les formes cultivées.

3.3.4.1. Le nombre d'ovules par fleur

La moyenne générale du nombre d'ovules par fleur est de 114 avec une erreur standard de 3,8. Le coefficient de variation est assez important (26%). Le minimum est de 40, il a été observé pour une accession de *A. manihot* (ORS-278) faisant partie de la sous espèce *spp. tetraphyllus*. Le maximum (174) est trouvé pour l'accession ORS-3246 (*A. moschatus*)

Le nombre d'ovules par fleur est le plus important chez *A. moschatus* (145, CV 7%). Il est très nettement supérieur à celui des *A. manihot* (105, CV 12 %). Les formes cultivées ont, en moyenne, moins de 90 ovules par fleur (88, CV 25%). A ce nombre moyen inférieur correspond, par contre, une dispersion plus importante.

3.3.4.2. Le nombre d'anthères par fleur

La moyenne générale du nombre d'anthères par fleur est de 109 avec une erreur standard de 13. Le coefficient de variation est assez important (12%). Le nombre minimum d'anthères par fleur est de 79 et le maximum de 150. La distribution est assez régulière et la grande majorité des accessions ont plus d'une centaine d'anthères par fleur.

Les deux espèces spontanées *A.moschatus* et *A.manihot* ont des nombres d'anthères moyens du même ordre: 106 (CV 7%) pour *A.moschatus* et 105 (CV 23%) pour *A.manihot*. Les formes cultivées ont une moyenne légèrement supérieure 116 (CV 14%).

3.3.4.3. Le nombre de grain de pollen par anthère

La moyenne générale du nombre de grain de pollen par anthère est de 159 avec une erreur standard de 7,9. Le coefficient de variation est énorme (40 %). Il s'agit de l'élément le plus dispersé. Le nombre minimum est de 61 (*A.esculentus* var. Clemson Spineless) et le maximum de 385 pour la forme spontanée ORS-278 déjà remarquée pour son nombre très faible d'ovules par fleur.

L'espèce *A.moschatus* a le nombre moyen le plus important (203, CV 15%) nettement plus élevé que celui de *A.manihot* (156, CV 16%). Les formes cultivées ont une production pollinique égale à moins de la moitié (80 CV 20%). Il faut souligner que le diamètre des grains de pollen des espèces spontanées est inférieur à celui des espèces cultivées. Ainsi, pour une taille d'anthère, par hypothèse égale, ceci conduit logiquement à un nombre inférieur de pollen.

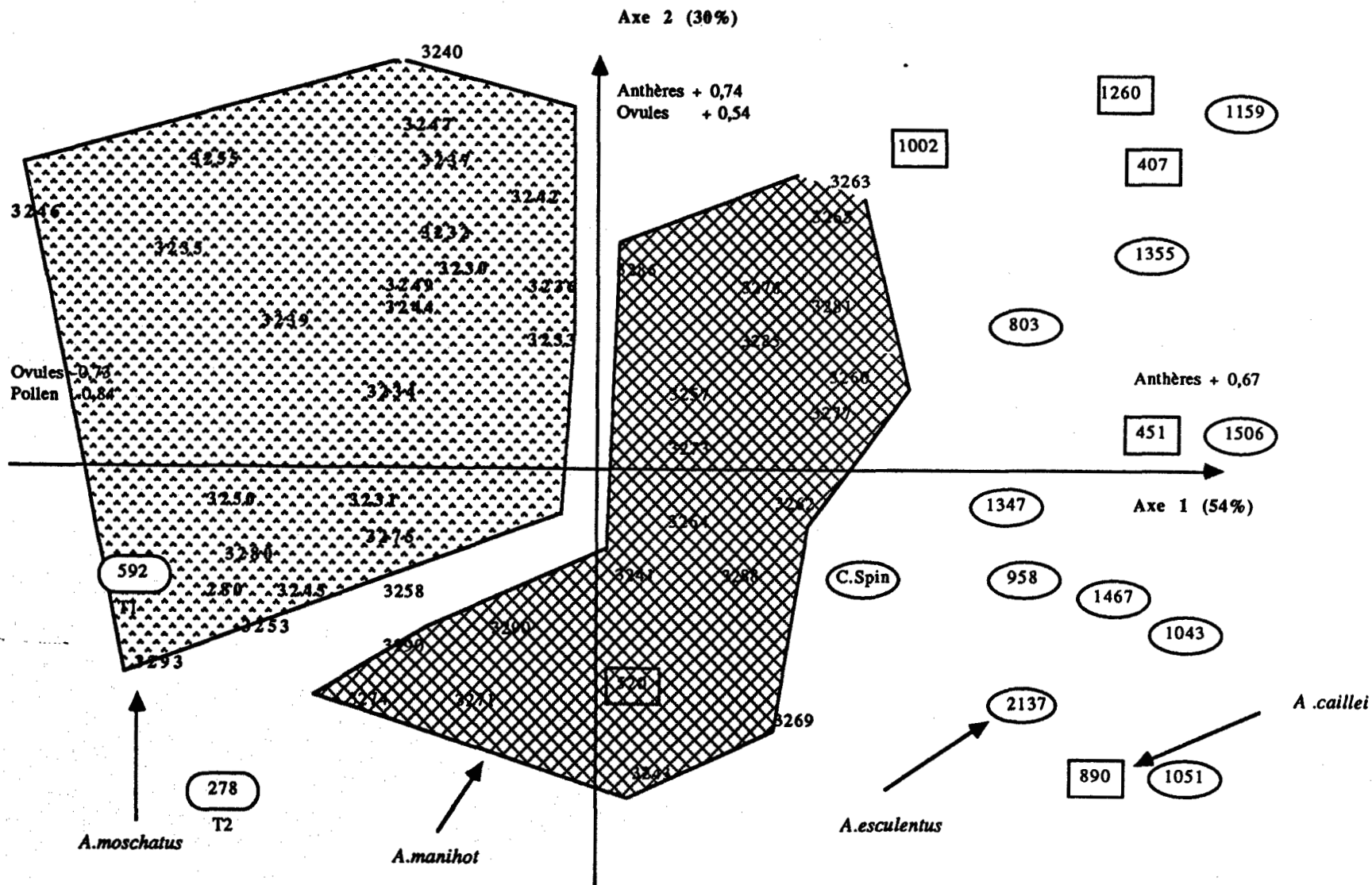
3.3.4.4. Les rapports (Pollen / Ovule)

Les moyennes par espèce des valeurs calculées du logarithme du rapport relatif de grains de pollen et d'ovules par fleur est de 2,16 (CV 7,5%). Les extrémités de la distribution sont occupées par deux accessions dont nous avons déjà fait état.

Le rapport minimum est de 1,69 (*A.esculentus* var. Clemson Spineless) et le maximum de 2,94 pour l'accession ORS-278. 90% des accessions ont un rapport compris entre 2,00 et 2,50.

La répartition relative des ressources reproductives sexuées par espèce positionne par ordre décroissant *A.manihot* (2,27 - CV 7%) puis *A.moschatus* (2,15 - CV 3%) et enfin les formes cultivées (2,03 - CV 6%). Les coefficients de variation autour de la moyenne (3 à 7%) sont très faibles par rapport à ceux observés pour des caractères morphologiques quantitatifs (15 ou 20% voire plus) ce qui constitue un bon niveau de critère spécifique.

Figure 14: Répartition des allocations reproductives sexuées chez les gombos



3.3.4.5. Analyse multivariées

L'étude des trois variables intervenant dans les allocations reproductives peut être réalisée soit en calculant un indice, comme celui évoqué plus haut, soit en les analysant simultanément.

Les coefficients de corrélation calculés entre les variables sont globalement faibles: Pollen-Anthères (-0,34) Pollen-Ovules (0,42) et Anthères-Ovules (-0,15). Les relations ne sont pas linéaires et ne permettent pas de constituer un bon modèle prédictif.

L'étude par analyse en composantes principales (figure 14) permet de visualiser sur le plan factoriel (1*2) 84% de la variabilité globale. Son analyse met en évidence à la fois un antagonisme et une part d'indépendance entre les deux paramètres responsables de la production de gamètes mâles (pollen - anthères).

En effet sur l'axe 1 le nombre de pollen faible par anthère est associé à un nombre d'ovules réduit et sur l'axe 2 le nombre d'ovules élevé est associé à un nombre important d'anthères par fleur. On notera avec grand intérêt que cette représentation spatiale donne une image intéressante quant au contexte multispécifique.

Les trois nuages présentent un allongement suivant une même direction (axe 2) mais sont, par contre, fortement individualisés le long de l'axe 1. Les accessions de l'espèce *A.manihot* se situent en position intermédiaire et centrale entre les formes cultivées et *A.moschatus*. A cette règle générale ne dérogent que deux exceptions:

- le témoin 592 (*A.manihot*) ne correspond pas au profil reproductif moyen de son espèce,
- la variété de l'espèce cultivée *A.caillei* (ORS-520) qui est incluse dans le nuage de *A.manihot*,

Le plan factoriel, ainsi observé, suggère une bonne discrimination entre les espèces. En analyse discriminante le nombre d'ovules par fleur, à lui seul, permet de bien classer les individus pour 82% des accessions. L'hypothèse d'équi-répartition étant rejetée avec un Khi 2 calculé de 61 pour quatre degrés de liberté (soit un risque alpha négligeable). L'adjonction du nombre d'anthères permet de classer à 100% *A.moschatus* et les formes cultivées. Seule l'espèce *A.manihot* demeure à 20% mal classée.

3.3.4.6. Conclusions

L'estimation des allocations reproductives (ovules, anthères, pollen) a été réalisée pour deux espèces spontanées de gombo *A.moschatus* et *A.manihot* originaires de Thaïlande et un ensemble de formes cultivées comprenant des *A.esculentrus* et des représentants de la forme africaine *A.caillei*.

Tableau 12: Tests préliminaires de levée de dormance - germination en %

	278	280	520	592	3234	3240	3380	Clemson
	Man	Mos	Cai	Man	Mos	Mos	Mos	Esc
Rien	2	2	83	2	0	0	0	55
Eau 15	1	2		2			0	
Eau 30	2	2	65	0	0	0	1	39
Eau 45	0	4		0			0	
Eau 60	2	4		2			0	
Eau 90	0	5		1				
Alc.30							22	
Acé.15	21	22		0			72	
Acé.30	15	38	63	4	14	10	79	26
Acé.45	7	41		0			86	
Acé.60	5	47		0			85	
Acé.90	1	55		2				

Tableau 13 Tests de levée de dormance par trempage dans l'acétone (% germination)

	278	280	520	592	3380	Clemson
Espèce	Man	Mos	Cai	Man	Mos	Esc
Rien	7,2	15,6	48	58,4	1,2	92,6
Acé.05	4,4	14,4	47	56,4	24,8	75,6
Acé.10	10,4	19,6	47	66,4	29,2	77,2
Acé.15	8,8	21,6	27	70,0	36,8	61,6
Acé.30	16,8	49,6	32	76,4	35,6	58,4
Acé.45	14,8	52,4	22	80,0	41,2	66,0
Acé.60	18,8	54,0	33	77,2	40,4	36,4
Acé.90	15,6	65,2	33	78,0	54,8	38,4
Acé.120	18,8	67,2	20	86,4	48,0	36,8

Légende: Man (*A.manihot*) - Mos (*A.moschatus*) - Cai (*A.caillei*) - Esc (*A.esculentus*)

Une gamme de variation extrêmement importante a été mise en évidence pour chaque variable: nombre d'ovules de 40 à 174, nombre d'anthères par fleur de 79 à 150 et nombre de pollen par anthère de 61 à 385. Traduit en termes de Cruden (1977) le log (P/O) calculé oscille entre 1,69 et 2,94. Le classement des espèces et des accessions en utilisant ce critère montre que les formes cultivées ont, dans l'ensemble, les valeurs les plus basses et que l'espèce *A.manihot* présente la moyenne la plus élevée.

Les modes reproductifs estimés sont associés à des valeurs "théoriques" du paramètre logarithme de (P/O). Ainsi l'allogamie facultative est caractérisée par une valeur de 2,15 et l'autogamie par celle de 1,43. Sur cette base les gombos, avec une moyenne générale de 2,16, sont sans ambiguïté des autogames facultatives. Les cultivars sont légèrement plus "autogames" et la variété sélectionnée aux Etats Unis Clemson Spineless (1,69) est la plus proche d'une situation d'autogamie obligatoire. A l'opposé, les accessions de *A.manihot* sont de tendance plus allogame.

3.3.5.Dormance des graines

La germination des graines récoltées sur les formes cultivées ne pose pas de problèmes si ce n'est, quelquefois, des niveaux de levée erratiques. Les graines viables peuvent germer à n'importe quel moment et ceci dès la récolte. Nous avons observé, en 1983, lors d'une grande saison des pluies, des graines germant dans le fruit mature mais non encore récolté. Il n'en est pas de même avec la germination des graines des échantillons d'origine spontanée.

Il faut noter également qu'il existe une grosse différence de taille entre les graines des formes cultivées et celle des formes spontanées. Les premières ont un poids de mille graines oscillant entre 40 et 70 grammes alors que les espèces sauvages ont un poids de mille de l'ordre de 10 à 20 grammes.

Le comportement de dormance, typique des plantes sauvages, se manifeste de manière très marquée soit par aucune levée soit par une levée limitée à quelques %. Ceci est pénible lorsque l'on cherche, pour réaliser des expérimentations, à obtenir une germination groupée et homogène.

Nous présentons ici quelques aspects des travaux réalisés pour essayer de remédier à cette inhibition de germination.

3.3.5.1.Expériences préliminaires

Il est difficile, à priori, de bien cerner les effets liés à la dormance. En effet il faut disposer de stocks de graines importants, homogènes et en état de dormance connu.

Ne maîtrisant pas son évolution dans le temps, nous avons eu au départ des résultats contradictoires. Les résultats préliminaires sont reportés dans le tableau (13).

On peut en dégager quelques grandes lignes directrices:

- pour les échantillons d'origine spontanée l'effet de l'acétone est bénéfique dans tous les cas car sans trempage ou trempage dans de l'eau il n'y a pas de germination;
- le trempage soit dans de l'eau soit dans de l'acétone semble systématiquement défavorable pour les échantillons de formes cultivées;
- il est difficile de cerner l'effet du temps avec précision, on ne sait s'il y a augmentation est linéaire ou asymptotique.

3.3.5.2. Variation du temps de trempage dans l'acétone

On a étudié l'effet de la durée du trempage dans l'acétone, en faisant varier les temps de contact de 5 à 120 minutes. Les tests sont effectués sur les témoins classiques ORS-520 (*A.caillei*), Clemson, (*A.esculentus*), ORS-278 et ORS-592 (*A.manihot*) et ORS-280, ORS-3380 (*A.moschatus*). Tous les traitements pour un même numéro sont effectués en même temps.

En ce qui concerne la germination des formes cultivées les niveaux de germination initiaux sont très différents: Clemson Spineless (80%) et ORS-520 (40%). Toutefois le trempage dans l'acétone entraîne une diminution immédiate et très importante de la germination. Elle est particulièrement bien marquée pour Clemson où après une heure il n'y a plus que 30% des graines qui germent. On atteint à ce moment un pallier où il semble que le temps de contact n'a plus d'influence.

La forme spontanée de *A.manihot ssp.tetraphyllus* (ORS-278) est très peu influencée par les trempages. Le niveau initial, très faible, est de 8%. Il atteint un maximum de 19% après deux heures de contact avec l'acétone. Des expériences complémentaires avec 5 heures de contact ne donnent que 14% de germination. L'accession ORS-592 manifeste un faible degré de dormance puisque 58% des graines germent sans problème. L'effet du contact avec l'acétone est tout de même bénéfique puisqu'il permet un gain de près de 20% avec deux heures de traitement.

Les effets positifs les plus intéressants sont incontestablement obtenus avec les accessions de l'espèce *A.moschatus*. Les germinations sont, au départ, très faibles ainsi nous avons pour ORS-280 (15%) et presque rien pour ORS-3380 (1,2%). Cette dernière accession réagit très bien puisque l'on obtient 25% de germination après seulement 5 minutes de contact. Des scores tout à fait intéressants sont réalisés après 90 minutes de trempage avec ORS-3380 qui donne 55% et ORS-280, 65%.

4. Conclusions et perspectives

La diversité d'une collection d'*Abelmoschus* (gombo) comprenant aussi bien des formes cultivées que des formes spontanées a été étudiée en utilisant des approches multiples, basées sur la diversité morpho-phénologique, le polymorphisme des isoenzymes, celui des fragments de restriction, les relations en hybridations sexuées, les allocations de ressources reproductives sexuées et la dormance des graines.

Les formes cultivées sont pour la plupart originaires d'Afrique de l'Est, au sens large, et ont été comparées à celles de l'Afrique de l'Ouest. Les formes spontanées correspondent aux deux espèces complexes (*A. manihot* et *A. moschatus*) et proviennent pour la quasi totalité de la Thaïlande et des Maldives.

La variabilité morpho-phénologique des espèces spontanées *A. manihot* et *A. moschatus* semble moins importante que celle des espèces cultivées *A. esculentus* et *A. caillei*.

La diversité des espèces cultivées se situe principalement au niveau des formes et de la couleur des fruits, de la coloration des plantes et de la durée des cycles de production. Cet ensemble donne une impression de très grande diversité par rapport aux types plus standards des espèces spontanées.

Toutefois la diversité phénotypique des formes cultivées originaires d'Afrique de l'Est est beaucoup moins grande que celle rencontrée en Afrique de l'Ouest. L'espèce endémique d'Afrique de l'Ouest (*A. caillei*) est totalement absente dans cette région. Quelques cultivars, soudaniens en particulier, présentent de très bonnes dispositions fructifères.

Le polymorphisme des formes spontanées s'exprime surtout au niveau des types foliaires, de la pilosité, de la pérennité, et du potentiel reproductif. On peut discriminer les deux espèces sur les critères botaniques classiques mais aussi sur des paramètres plus agronomiques. L'espèce *A. manihot* est bien diversifiée et une attention particulière doit être accordée aux échantillons collectés dans la région de Chiang Mai en Thaïlande. Les origines du Sri-Lanka sont totalement différentes de celles de Thaïlande.

Certains aspects de production, de résistance aux maladies, de pérennité (recépage et bouturage) sont intéressants à considérer comme éléments à prendre en compte dans un programme d'amélioration des plantes à condition de pouvoir les transférer efficacement vers les formes cultivées.

La diversité isozymique observée chez les espèces spontanées est beaucoup plus importante que celle rencontrée chez les cultivées.

Les formes cultivées d'Afrique de l'Est "au sens large", bien que peu variables, sont nettement plus polymorphes que leurs homologues d'Afrique de l'Ouest ou d'Inde. La variabilité génétique vraie devra être recherchée dans cette zone.

Une structure génétique particulière dites "de goulot d'étranglement de la diversité équivalent de l'anglais bottleneck" (Pickersgill 1976, Carson et Templeton 1984) est mis en évidence chez les *A.moschatus* des Maldives.

La lecture des gels d'électrophorèse permet d'identifier rapidement l'appartenance à une espèce donnée à partir des Adh, Mdh, PGI, PGM et IdH.

La diversité isoenzymatique observée et le nombre de systèmes révélables permettent dorénavant de disposer d'un polymorphisme suffisant pour initier un nouveau programme de génétique. Celui-ci pourrait être basé une étude conjointe moléculaire et agronomique. L'hérédité des isoenzymes permettrait d'assurer un premier marquage chromosomique qui serait complété par les R.F.L.P.. Le but ultime de cette procédure est de pouvoir localiser précisément les caractères quantitatifs d'intérêt agronomique (Eq. Q.T.L. "Quantitative traits loci") afin de les suivre plus efficacement au cours des générations successives de sélection (Beckman et Solers 1986).

L'étude du polymorphisme des fragments de restriction (R.F.L.P.) est dorénavant au point et peut permettre une étude fine de l'organisation génétique du genre *Abelmoschus* (de Kochko et Hamon, en préparation).

Ceci montre qu'il est désormais possible, dans des Pays en voie de Développement, d'étudier par des méthodes d'investigation modernes, avec des moyens limités, des plantes qui ne font pas l'objet d'études dans les pays développés.

Les premiers résultats soulignent les différences entre les deux espèces cultivées et confirment leur faible degré de polymorphisme. Nos résultats antérieurs obtenus par électrophorèse des isoenzymes sont ainsi confortés.

Les espèces spontanées présentent des profils différents des espèces cultivées et également très différents entre eux. L'échantillonnage est bien évidemment trop limité mais il est remarquable de constater que les deux sous espèces de *A.manihot*, inter-stériles, n'ont en commun que les bandes communes à l'ensemble du genre.

Il est indispensable de développer cette méthodologie. Pour le moment nos premiers résultats (quelques semaines de travail) ne mettent en évidence qu'une concordance avec les précédents (plusieurs années d'expérimentation). Il faut souligner

que les "R.F.L.P." permettent d'aller d'aller beaucoup plus vite et beaucoup plus loin. Nous avons souligné plus haut leur intérêt pour les "Q.T.L.". On peut prédire, sans trop de risque, que cette méthode pourrait permettre d'élucider définitivement l'organisation évolutive du genre *Abelmoschus* et surtout celle des deux espèces complexes que sont *A.moschatus* et *A.manihot* à condition d'encore augmenter l'échantillonnage.

Les tentatives d'hybridation sexuées montrent que les barrières reproductives entre les espèces sont bien marquées mais que dans un nombre plus ou moins important de situations on peut arriver à produire des hybrides avec des formes cultivées pollinisées par des espèces sauvages.

La pollinisation de différents cultivars des deux espèces cultivées par une même forme spontanée donne des résultats assez comparables. L'effet interspécifique masque largement l'effet différentiel génotypique. La nécessité de ne pas trop nous disperser nous a fait travailler préférentiellement avec un cultivar connu de tous Clemson Spineless.

Nous avons montré qu'il est assez facile d'obtenir des hybrides F1 avec certains géniteurs de *A.manihot*. Des taux extraordinairement élevés (80%) sont obtenus par pollinisation le matin avant sept heures, sans émascation, en utilisant le géniteur témoin ORS-278 mais aussi avec une accession de la région Ouest de Chaing Mai en Thaïlande (ORS-3271).

Ces hybrides F1 sont particulièrement fructifères mais leur stérilité se manifeste par un faible niveau grainier. L'étude des générations avancées a été faite pour la combinaison Clemson x ORS-278 (Hamon 1988). Il semble qu'un comportement tout à fait analogue apparaisse avec ORS-3271.

Nous n'avions jamais pu, jusqu'à présent, obtenir d'hybrides interspécifiques se développant jusqu'à la floraison avec *A.moschatus*. Notre méthodologie de pollinisation, sans émascation, appliquée à cette situation, nous a permis d'obtenir des hybrides avec l'accession ORS-3234. La nature hybride F1, est incontestable. La plante présente une fructification importante, similaire à celle des hybrides obtenus par exemple avec ORS-278 (*A.manihot*) mais avec un niveau de production grainier très supérieur. L'élargissement des pollinisateurs potentiels et l'étude des générations ultérieures sont à considérer avec intérêt.

Des niveaux fluctuants d'inter-stérilité existent entre divers géniteurs de *A.manihot* (ORS 278, 592, 3243, et 3271). Ils reflètent, semble-t-il, une organisation sub-spécifique. La dormance, particulièrement marquée, pour les échantillons spontanés, a fait échouer nos tests d'estimation en champ. Nous avons pu détecter les hybrides chez *A.manihot* par électrophorèse, le temps nous a manqué pour le faire avec *A.moschatus*.

L'étude des allocations de ressources reproductives sexuées du genre *Abelmoschus* indiquerait un mode de reproduction moyen de type autogame préférentiel.

Le coefficient calculé $\log(P/O)$ proposé par Crudden (1977) est intéressant à examiner pour les différentes accessions et espèces. Cependant une analyse multivariée des descripteurs correspondants est plus performante.

La répartition des ressources reproductives permet une bonne individualisation des espèces et souligne en même temps une plus grande diversité pour celles qui sont soumises à une pression de sélection anthropique.

Les formes cultivées sembleraient plus autogames que les formes spontanées et l'espèce *A.manihot* serait l'espèce spontanée la plus allogame.

La répartition des allocations de ressources reproductives sexuées au sein des espèces spontanées met en évidence des sous-groupes. Après analyse il semble qu'ils correspondent à des entités biologiques réelles. L'étude de ces structures, en association avec les possibilités reproductives et les moyens d'investigation performants que sont les "R.F.L.P.", pourrait déboucher sur l'étude d'aspects fondamentaux intéressants et un éclaircissement définitif de l'organisation génétique des deux espèces complexes *A.moschatus* et *A.manihot*.

La levée de dormance par contact avec de l'acétone donne d'excellents résultats pour *A.moschatus*, l'effet est peu sensible pour *A.manihot*.

Cette investigation apparait comme un aspect beaucoup plus pragmatique de nos recherches cependant il est essentiel car des graines semées qui ne germent pas immédiatement sont définitivement perdues. Ceci produit des pertes de matériel précieux mais également des biais d'échantillonnage.

Les espèces cultivées ne présentent aucun problème de dormance. Les traitements, appliqués aux formes spontanées, testés à titre de témoin, provoquent, y compris avec un trempage prolongé dans l'eau, une diminution systématique de la germination.

Nos recherches n'ont pas donné de résultats intéressants pour l'espèce *A.manihot*. Certaines introductions n'ont pas de dormance et alors les traitements augmentent d'environ 20% le taux de germination. D'autres manifestent une dormance et les traitements, avec de l'eau de l'acétone ou de l'alcool, ne donnent qu'un très léger mieux.

Les résultats les plus significatifs sont obtenus avec les accessions de *A.moschatus* où l'on passe après cinq minutes de contact avec de l'acétone de 1 à 30% de germination pour aller jusqu'à 60% après 90 minutes.

Dans la mesure où l'on ne connaît pas encore la durée de dormance totale et que de nombreuses variations se manifestent au sein d'une même espèce il faudra être très prudent avec ces échantillons. Ceci est particulièrement vrai pour les échantillons collectés en faible quantité lors de prospections (Cf. Sri-Lanka) où l'effet est dramatique. La nécessité de disposer de lots importants et de réaliser des semis fragmentés n'est plus à démontrer. Chaque accession qui sera utilisée devra faire l'objet d'une étude préalable de comportement face à la dormance.

A l'issue de cette convention de recherche on constate que l'on commence à disposer de beaucoup de matériel végétal et de nombreuses informations précieuses sur l'organisation génétique de la diversité du genre *Abelmoschus* (gombo). Plusieurs nouvelles voies de recherche apparaissent clairement.

Le genre *Abelmoschus* est complexe et les modèles simples, proposés par Van Borssum (1966) puis Bates (1968), sont largement insuffisants.

Les acquits, scientifique et conceptuel, les méthodes d'investigation mises au point (morphologie, phénologie, isoenzymes, "R.F.L.P.") ainsi que les méthodes d'analyse multidimensionnelles des données, soulignent les potentialités de cette plante scientifiquement délaissée car économiquement marginale.

Parallèlement aux activités décrites dans ce document nous avons réalisé, au laboratoire, des études de descendance sur la base d'intercroisements entre divers cultivars de l'espèce *A. esculentus* (Koechlin, 1989 en cours de publication). Ces résultats permettent de préciser la nature de la transmission de nombreux caractères, principalement quantitatifs. Des schémas de sélection originaux sont proposés et contribuent à finaliser une approche générale de l'amélioration génétique des gombos cultivés.

Cette année deux organismes internationaux ont décidé de financer des opérations de développement sur les plantes maraichères en Afrique (gombo, aubergine, piment,...).

Ainsi en Côte d'Ivoire la F.A.O. étudie un plan de financement de production grainière et fruitière pour la SODEFEL (Société de Développement des Fruits Et Légumes). Parallèlement le F.E.D. finance un programme de recherche appliquée sur les légumes à l'IDESSA (Institut Des Savanes) de Bouaké.

Le gombo étant la seule plante pour laquelle des travaux de recherche aussi bien au niveau fondamental qu'appliqué ont été effectués, les décideurs ce sont donc immédiatement tournés vers nous.

Ainsi la collection de référence, au sein de laquelle nous considérons qu'il existe de nombreuses introductions pré-vulgarisables, va être donnée à la SODEFEL et à l'IDESSA (plus de 180 accessions à chaque fois).

A ce dernier Institut nous transmettons également dix huit géniteurs que nous avons utilisé, 32 descendance F2 différentes et 16 descendance "de type F3" récoltées sur les F2 sus nommées. Cet ensemble permettra de disposer, en grande quantité, de matériel à partir duquel un processus de sélection pourra être opéré en suivant les schémas de sélection proposés par Hamon (1988) et Koechlin (1989).

Nous arrivons en cette année 1989 au terme de notre présence en Côte d'Ivoire. Nous pensons que la collaboration établie depuis 1981 entre l'I.B.P.G.R. et l'ORSTOM fut particulièrement exemplaire. Nous sommes heureux de constater, après huit années, que la sensibilisation se soit enfin produites au niveau des Institutions Financières Internationales et des Instituts nationaux de développement.

Le flambeau est transmis, espérons qu'il demeurera allumé.

5. Bibliographie

- Attere, A.F.Y. Ndumba, E.K. et Mubiana, W. (1983). Collecting crops in Zambia. *Plant Genet. Res. Newsl.* 56: 2-6.
- Arumungham, R., C.R. Muthukrishan (1977). An index describing the leaf shapes in okra. *Indian J. of Hort.* 34 (3):257-59
- Bates, D.M. (1968). Notes on the cultivated *Malvaceae*. 2. *Abelmoschus*. *Baileya* 16 : 99-112.
- Beckman et Solers (1986). Restriction fragment length polymorphisms and genetic improvement of agriculture species. *Euphytica* 35: 111-124.
- Benzecri, J.P. (1980). *Pratique de l'analyse des données: Analyse des correspondances*. Edit. Dunod (France). 424 pages.
- Borssum Waalkes, J. van (1966). Malesian *Malvaceae* revised. *Blumea* 14 (1): 1-251.
- Carson, H.L. et Templeton, A.R. (1984). Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Ann. Rev. Syst.* 15: 97-131.
- Charrier, A. (1984). Genetic Resources of the Genus *Abelmoschus* Med. (Okra). International Board for Plant Genetic Resources N°84/194. Rome. 61 pages.
- Chevalier, A. (1940a). L'origine, la culture et les usages de cinq *Hibiscus* de la section *Abelmoschus* *Rev. Bot. Appl. Agri. Trop.* 20 : 319-328.
- Chevalier, A. (1940b). L'origine, la culture et les usages de cinq *Hibiscus* de la section *Abelmoschus*. *Rev. Bot. Appl. Agri. Trop.* 20 : 402-41.
- Crudden, R.W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31 : 32-46.
- Delseny, M., F. Grellier, D. Tremousaygue, M. Raynal et F. Panabieres. (1986). Structure, évolution et expression de l'ADN nucléaire des plantes supérieures. *Coll. Soc. Bot. France* 28 Nov. 86, Orsay, 22p.
- Gottlieb, L.D. (1982). Conservation and duplication of isozymes in plants. *Science* 216: 373 - 380.
- Hamon, S. (1985). Contribution à la description de la variabilité naturelle, morphologique et phénologique, des deux espèces principales de gombo cultivées en Afrique: *Abelmoschus esculentus* et *A.ssp.* (Taxon Ouest Africain). Rapport de Convention IBPGR-ORSTOM N°83/77: pp. 25 plus annexes.
- Hamon, S. (1988). Organisation génétique du genre *Abelmoschus* (gombo): Co-évolution de deux espèces cultivées en Afrique *A.esculentus* et *A.caillei*. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Paris Sud, Orsay. 207 p. N°3398 ou Travaux et Documents Microfichés N° 46 Orstom Paris, pp. 190.

- Hamon,S. et A.Charrier (1983). La variabilité du genre *Abelmoschus* (gombo) vue à travers les échantillons d'herbiers européens. Rapport interne ORSTOM Adiopodoumé C.I.. 35 pages.
- Hamon,S. et A.Yapo (1985) . Perturbations induced within the genus *Abelmoschus* by the discovery of a second edible okra species in West Africa. First Symposium on Taxonomy of cultivated plants, Wageningen 1985. Acta Hortic. 182: 133-144.
- Hamon,S., Chomchalow,N., Chandraprasong,C., et Chomchalow,S. (1987). Collecting *Abelmoschus* germplasm in Thailand. I.B.P.G.R. Newsletter, R.C.for Southeast Asia. Vol. 11 (2) : 2-6.
- Hamon,S. et Charrier,A. (1989). ORSTOM activities in germplasm collection, conservation and utilization. Publication of the International Institute for Tropical Agriculture (I.I.T.A.), in press.
- Hamon,S. et Van Sloten,D.H. (1989).Characterization and evaluation of okra. In the use of crop genetic resources Edt. Brown and Frankel. Cambridge University Press. Chapter 11: 173-196.
- Hassan,M.S., Geneif,A.A., Ahmed,M.K. Hussein,S.A., Dinar,H.M.et Atterre,F.(1983).Horticultural crops collected in Sudan. Plant Genet. Res. Newsl. 56: 33-40.
- Hassan,M.S., Dinar,H.M., Hussein,S.A. et Geneif,S.A. (1985). Indigenous horticultural germplasm of western Sudan. Plant Genet. Res. Newsl. 59 : 4-11.
- Hauman,L. (1963). Malvaceae, *Abelmoschus* dans Flore du Congo, du Ruanda et du Burundi, Bruxelles, INEAC: 343-48
- Hoechreutiner,B.P.G. (1924). Genres nouveaux et genres discutés de la famille des Malvacées. Candollea 2: 79-90.
- Kesavan,V.(1985). Phenotypic variation in aibika (*Abelmoschus manihot* L.medikus. 5th SABRAO International Congress Nov. 1985 Bangkok; Thailand.
- Koechlin,J. (1989). Proposition de schémas d'amélioration des gombos cultivés. Thèse de doctorat INAPG.
- Noirot,M., Desjardin,J., Mullon, et Savy,L. (1987). Logiciel de calculs statistiques pour micro-ordinateur. "NDMS". Edt. ORSTOM, Paris.
- Pickersgill,B. (1976). Cytogenetics and evolutionary changes under domestication. Phil. Trans R. Soc. London 275: 55-69.
- Second,G. et Trouslot,P.(1980). Electrophorèse d'enzymes du riz (*Oryza* sp.).Travaux et documents de l'ORSTOM, ORSTOM Paris, 120, 88 pages..

- Siemonsma, J.S. (1982,a). La culture du Gombo (*Abelmoschus* spp.) Légume fruit tropical avec référence spéciale à la Côte d' Ivoire. Thèse de l' Université de Wageningen (Pays Bas).
- Siemonsma, J.S. (1982,b). West African Okra. Morphological and cytogenetical indications for the existence of a natural amphidiploid of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench and *A. manihot* (L.) Medikus. *Euphytica*, 31 (1) : 241-252.
- Singh, H.B. et Bhatnagar, A. (1975). Chromosome number in an okra from Ghana. *Ind. J. Genet.* 36 (1) : 27-28.
- Stevens, J.M.C. (1988). Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik. (Malvaceae), un gombo d'Afrique de l'Ouest et Centrale. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat. Paris* 4° série, 10, section B, Adansonia, n°2:137-44

Annexe 1: Echantillons multipliés et expédiés

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (gram)	Exp.
0278	USDA	1191		MAN	525	*
0280	USDA	1193		MOS	1487	*
0592	USDA	????		MAN	1308	*
2254	NGA	TB.82-1692	05.13.N - 07.43.E	CAI	1028	*
2255	NGA	TB.82-1697		CAI	861	*
2256	NGA	TB.21-1699	06.39.N - 07.27.E	CAI	731	*
2262	NGA	NHA 89		ESC	74	•
2385	GIN	CL 568	10.10.N - 11.50.W	CAI	646	*
2415	GIN	CL 334.A	09.40.N - 08.55.W	CAI	967	*
2647	NGA	TB.82-1694		CAI	797	*
2649	NGA	TB.82-1696		CAI	949	*
2652	NGA	TB.82-1701		CAI	540	*
2663	NGA	TB.82-1715		CAI	1002	•
2664	NGA	TB.82-1716		CAI	244	*
2670	NGA	NHAE-16		CAI	562	*
2672	NGA	NHAE-21		ESC	262	*
2673	NGA	NHAE-25		CAI	354	*
2686	NGA	NHAE-114		CAI	41	*
2697	NGA	NHAE-270		CAI	247	*
2711	NGA	NHAE-445		CAI	89	•
2721	ZMB	NHAE-626		CAI	701	*
2815	ZMB	A 5037	12.05.S - 24.17.E	ESC	128	*
2816	ZMB	A 5104	11.10.S - 24.10.E	ESC	65	*
2817	ZMB	A 5112	11.08.S - 24.08.E	ESC	13	*
2818	ZMB	A 5115	11.08.S - 24.08.E	NG	-	-
2819	ZMB	A 5180	13.12.S - 23.00.E	ESC	136	*
2820	ZMB	A 5251	13.25.S - 25.00.E	ESC	28	*
2821	ZMB	A 5269	14.15.S - 24.54.E	ESC	289	•
2822	ZMB	A 5286	20.45.S - 16.10.E	ESC	308	•
2823	ZMB	A 5301	20.28.S - 16.20.E	NG	-	-

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (gram)	Exp.
2824	ZMB	A 5325	27.50.S - 16.42.E	ESC	33	*
2825	ZMB	A 5337	27.50.S - 16.50.E	ESC	429	*
2826	ZMB	A 5353	27.45.S - 16.40.E	ESC	547	*
2827	ZMB	A 5367	27.22.S. - 17.08.E	ESC	401	*
2828	ZMB	A 5374	27.27.S. - 17.10.E	ESC	61	
2829	ZMB	A 5385	27.20.S - 17.10.E	NG	-	-
2830	ZMB	A 5385	27.20.S - 17.10.E	ESC	42	
2831	ZMB	A 5397	27.25.S 17.10.E	ESC		
2832	DZA	HR 9		ESC	358	*
2833	SDN	HSD 3		ESC	1536	*
2834	SDN	HSD 11		ESC	146	*
2835	SDN	HSD 33		ESC	162	*
2836	SDN	HSD 54		ESC	35	*
2837	SDN	HSD 55		ESC	98	•
2838	SDN	HSD 56		ESC	171	*
2839	SDN	HSD 57		ESC	229	*
2840	SDN	HSD 68		ESC	109	*
2841	SDN	HSD 88		ESC	80	*
2842	SDN	HSD 89		ESC	57	*
2843	SDN	HSD 112		ESC	142	*
2844	SDN	HSD 116		ESC	53	*
2845	SDN	HSD 122		ESC	228	*
2846	SDN	HSD 124		ESC	292	*
2847	SDN	HSD 123		ESC	298	*
2848	SDN	HSD 127		ESC	340	*
2849	SDN	HSD 130		ESC	272	*
2850	SDN	HSD 132		ESC	516	*
2851	SDN	HSD 133		ESC	414	*
2852	SDN	HSD 134		ESC	240	*

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (grm)	Exp.
2853	SDN	HSD 135		ESC	355	*
2854	SDN	HSD 143		ESC	158	*
2855	SDN	HSD 146		ESC	176	*
2856	SDN	HSD 147		ESC	121	*
2857	SDN	HSD 172		ESC	452	*
2858	SDN	HSD 173		NG	-	-
2859	SDN	HSD 186		ESC	49	*
2860	SDN	HSD 192		ESC	242	*
2861	SDN	HSD 210		ESC	296	*
2862	SDN	HSD 211		ESC	276	*
2863	SDN	HSD 225		ESC	103	*
2864	SDN	HSD 250		ESC	181	*
2865	SDN	HSD 266		ESC	65	*
2866	SDN	HSD 275		ESC	325	*
2867	SDN	HSD 280		ESC	243	*
2868	SDN	HSD 286		ESC	172	*
2869	SDN	HSD 288		NG	-	-
2870	SDN	HSD 295		ESC	285	*
2871	SDN	HSD 312		ESC	371	*
2872	SDN	HSD 313		NG	-	-
2873	SDN	HSD 314		ESC	154	*
2874	SDN	HSD 342		NG	-	-
2875	SDN	HSD 343		ESC	225	*
2876	SDN	HSD 344		ESC	435	*
2877	SDN	HSD 351		ESC	33	*
2878	SDN	HSD 352		ESC	566	*
2879	SDN	HSD 353		ESC	252	*
2880	SDN	HSD 354		ESC	527	*
2881	SDN	HSD 355		ESC	216	*
2882	SDN	HSD 382		ESC	76	*
2883	SDN	HSD 386		ESC	459	*

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (gm)	Exp.
2884	SDN	HSD 389		ESC	85	*
2885	SDN	HSD 390		ESC	346	*
2886	SDN	HSD 391		ESC	709	*
2887	SDN	HSD 423		ESC	556	*
2888	SDN	HSD 442		ESC	491	*
2889	SDN	HSD 459		ESC	687	*
2890	SDN	HSD 462		ESC	397	*
2891	SDN	HSD 463		ESC	590	*
2892	SDN	HSD 464		ESC	389	*
2893	SDN	HSD 465		NG	-	-
2894	SDN	HSD 527		ESC	614	*
2895	SDN	HSD 594		ESC	317	*
2896	SDN	HSD 595		ESC	304	*
2897	SDN	HSD 596		ESC	503	*
2898	SDN	HSD 597		ESC	278	*
2899	SDN	HSD 598		ESC	591	*
2900	SDN	HSD 599		ESC	576	*
2901	SDN	HSD 600		ESC	444	*
2902	SDN	HSD 601		ESC	664	*
2903	SDN	HSD 602		ESC	188	*
2904	SDN	HSD 603		ESC	306	*
2905	SDN	HSD 604		ESC	124	*
2906	SDN	HSD 605		ESC		*
2907	SDN	HSD 606		ESC	87	*
2908	SDN	HSD 607		ESC	74	*
2909	SDN	HSD 608		ESC	61	*
2910	SDN	HSD 609		ESC	91	*
2911	SDN	HSD 610		ESC	109	*
2912	SDN	HSD 611		ESC	40	*
2913	SDN	HSD 612		ESC	68	*
2914	SDN	HSD 255		ESC	17	*

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (gms)	Exp.
2915	SDN	Missing Data		ESC	65	*
2931	EGY	HRI 1	26.00.N - 33.00.E	ESC	46	-
2932	EGY	HRI 10	25.30.N - 32.30.E	ESC	61	*
2933	EGY	HRI 19	25.30.N - 32.30.E	ESC	71	*
2934	EGY	HRI 32	26.30.N - 31.30.E	ESC	75	-
2935	EGY	HRI 56	27.00.N - 31.30.E	ESC	95	-
2936	EGY	HRI 59	26.30.N - 31.30.E	ESC	79	-
2937	EGY	HRI 61	26.30.N - 32.00.E	ESC	101	*
2938	EGY	HRI 75	27.00.N - 31.00.E	ESC	79	*
2939	EGY	HRI 91	25.30.N - 30.30.E	ESC	152	*
2940	EGY	HRI 94	25.30.E - 30.30.E	ESC	530	*
2941	EGY	HRI 97	25.30.N - 30.30.E	ESC	239	*
2942	EGY	HRI 105	25.30.N - 29.00.E	ESC	367	*
2943	EGY	HRI 110	25.00.N - 30.30.E	ESC	229	*
2944	EGY	HRI 117	28.00.N - 31.00.E	ESC	144	•
2945	EGY	HRI 123	28.00.N - 31.00.E	ESC	676	•
2946	EGY	HRI 136	28.30.N - 31.00.E	ESC	263	*
2947	EGY	HRI 149	30.30.N - 31.00.E	ESC	270	•
2948	EGY	HRI 160	30.30.N - 31.00.E	ESC	89	*
2949	EGY	HRI 164	30.30.N - 31.00.E	ESC	549	*
2950	EGY	HRI 172	30.30.N - 31.00.E	ESC	102	*
2951	EGY	HRI 183	31.00.N - 31.30.E	ESC	21	•
2952	EGY	HRI 189	31.00.N - 31.00.E	ESC	248	*
2953	EGY	HRI 198	31.00.N - 34.00.E	ESC	65	*
2954	EGY	HRI 201	31.00.N - 34.00.E	ESC	205	*
2955	EGY	HRI 216	30.00.N - 31.30.E	ESC	176	•
2956	EGY	HRI 223	30.00.N - 31.00.E	ESC	223	*
2957	EGY	HRI 227	30.00.N - 31.0.E	ESC	101	*
2958	EGY	HRI 236	30.00.N - 31.00.E	ESC	67	•
2959	EGY	HRI 237	31.00.E	ESC	223	*
2960	EGY	HRI 238	30.00.N - 31.00.E	ESC	51	-

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (grm)	Exp.
3228	THA	HCC 01	14.10.N - 100.00E	ESC	18	
3229	THA	HCC 02	14.10.N - 100.00E	ESC	297	*
3230	THA	HCC 03	14.30N - 99.10E	MOS	769	•
3231	THA	HCC 04	14.30N - 99.10E	MOS	472	*
3232	THA	HCC 06	14.40N - 99.05E	MOS	2404	*
3233	THA	HCC 08	14.50N - 99.10E	MOS	2495	*
3234	THA	HCC 09	14.20N - 100.40E	MOS	1115	*
3235	THA	HCC 10	14.30.N - 100.50.E	MOS	3252	*
3236	THA	HCC 11	14.45N - 101.20E	MOS	1824	*
3237	THA	HCC 12	14.45N - 101.20E	MOS	1150	*
3238	THA	HCC 13	14.45N - 101.25E	ESC	29	
3239	THA	HCC 15	17.20N - 101.50E	MOS	579	*
3240	THA	HCC 16	17.40N - 101.35E	MOS	1846	•
3241	THA	HCC 17	17.40N - 101.30E	MAN	25	*
3242	THA	HCC 18	17.35N - 101.25E	MOS	90	*
3243	THA	HCC 19	17.25N - 102.50E	MAN	965	*
3244	THA	HCC 20	17.50N - 102.50E	MOS	2132	*
3245	THA	HCC 21	17.50N - 102.50E	MOS	1699	*
3246	THA	HCC 22	17.50N - 102.50E	MOS	1894	*
3247	THA	HCC 23	16.50N - 103.55E	MOS	1567	*
3248	THA	HCC 24	16.50N - 103.55E	MAN	1520	*
3249	THA	HCC 25	14.55N - 103.10E	MOS	1598	*
3250	THA	HCC 26	14.35N - 102.45E	MOS	3188	*
3251	THA	HCC 27	14.40N - 102.40E	ESC	100	-
3252	THA	HCC 28	14.10N - 101.50E	MOS	457	*
3253	THA	HCC 29	13.50N - 100.35E	MOS	1691	*
3254	THA	HCC 30	17.40N - 101.30E	MOS	178	*
3255	THA	HCC 31	15.35N - 99.30E	MOS	316	*
3256	THA	HCC 32	16.10N - 99.15E	MOS	815	*
3257	THA	HCC 33	16.50N - 98.50E	MOS	158	*
3258	THA	HCC 37	16.45N - 98.35E	MAN	35	*

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (gram)	Exp.
3259	THA	HCC 38	16.45N - 98.35E	ESC	7	-
3260	THA	HCC 39	16.40N - 98.30E	MAN	183	*
3261	THA	HCC 40	16.40N - 98.30E	MAN	3	-
3262	THA	HCC 41	18.55N - 98.50E	MAN	23	*
3263	THA	HCC 42	18.55N - 98.45E	MAN	65	*
3264	THA	HCC 44	18.50N - 98.45E	MAN	152	*
3265	THA	HCC 45	18.50N - 98.45E	MAN	309	*
3266	THA	HCC 46	18.45N - 98.55E	MAN	139	*
3267	THA	HCC 47	18.45N - 98.50E	MAN	215	*
3268	THA	HCC 48	18.50N - 98.50E	MAN	233	*
3269	THA	HCC 49	18.30N - 98.25E	MAN	172	*
3270	THA	HCC 50	18.30N - 98.25E	MAN	533	*
3271	THA	HCC 51	18.30N - 98.25E	MAN	579	*
3272	THA	HCC 52	18.25N - 98.25E	MAN	3	-
3273	THA	HCC 53	18.23N - 98.25E	MAN	555	*
3274	THA	HCC 54	18.20N - 98.25E	MAN	103	*
3275	THA	HCC 58	18.10N - 97.55E	MOS	829	*
3276	THA	HCC 59	18.10N - 97.55E	MAN	78	*
3277	THA	HCC 60	18.25N - 97.55E	MAN	34	*
3278	THA	HCC 62	19.10N - 97.55E	ESC	27	-
3279	THA	HCC 63	19.30N - 98.05E	MAN	11	*
3280	THA	HCC 65	19.25N - 98.20E	MOS	565	*
3281	THA	HCC 66	19.25N - 98.20E	MAN	112	*
3282	THA	HCC 67	19.30N - 98.30E	MAN	5	-
3283	THA	HCC 68	19.30N - 98.32E	NG	-	-
3284	THA	HCC 69	19.30N - 98.32E	HYB	-	-
3285	THA	HCC 70	19.30N - 98.32E	MAN	29	*
3286	THA	HCC 71	19.10N - 98.40E	MAN	32	-
3287	THA	HCC 72	19.10N - 98.50E	MAN	69	-
3288	THA			MAN	178	*
3289	THA	HCC 74	19.10N - 98.50E	MAN	27	-
3290	THA	HCC 75	19.35N - 99.10E	MAN	185	*

ORS Number	Country of Origin	Collecting Number	Latitude - Longitude	Species	IIRSDA (grm)	Exp.
3291	THA	HCC 76	19.40N - 99.15E	MOS	903	*
3292	THA	HCC 77	19.30N - 99.05E	MOS	869	*
3293	THA	HCC 78	13.55N - 100.30E	MOS	1245	*
3294	THA	HCC 14	17.40N - 101.30E	MAN	7	-
3380	THA	HCC 64	19.30.N - 98.05.E	MOS	967	*
3419	MDV	KLM 1774	06.45.N - 73.02.E	MOS	364	*
3420	MDV	KLM 1851	02.57.N - 73.34.E	MOS	176	*
3421	MDV	KLM 1859	02.07N. - 73.35.E	MOS	220	*
3422	MDV.	KLM 1887	01.50.N - 73.31.E	MOS	690	*
3423	MDV	KLM 1902	00.51.N - 73.08.E	NG	-	-
3424	MDV	KLM 1935	00.17.N - 73.23.E	MOS	1256	*
3425	MDV	KLM 1944	00.14.N - 73.13.E	MOS	826	*
3426	MDV	KLM 1967	00.37.S - 73.06.E	MOS	724	*
3427	MDV	KLM 1977	00.40.S - 73.07.E	MOS	661	*
3428	MDV	KLM 1984	00.18.S - 73.26.E	MOS	443	*
3429	MDV	KLM 1985	00.18.S - 73.26.E	MOS	48	*
3430	MDV	KLM 1994	00.18.S - 73.26.E	MOS	124	*

Annexe 2: Allocations reproductives sexuées des gombos

Accession	Species	Anthères	Ovules	Pollen	log (P/O)	Accession	Species	Anthères	Ovules	Pollen	log (P/O)
Clemson	Esculentus	100	124	61	1,69	1159	Esculentus	150	73	68	2,15
1347	Esculentus	114	99	74	1,93	1051	Esculentus	107	50	66	2,15
803	Esculentus	120	107	79	1,95	3253	Moschatus	94	130	200	2,16
520	Caillei	95	119	112	1,95	3269	Manihot	95	85	132	2,17
1002	Caillei	124	130	96	1,96	3247	Moschatus	114	151	196	2,17
2137	Esculentus	104	78	72	1,98	1043	Esculentus	116	62	79	2,17
1355	Esculentus	127	98	75	1,99	3237	Moschatus	115	151	197	2,18
3275	Moschatus	100	127	127	2,00	1260	Caillei	142	108	116	2,18
3245	Moschatus	92	132	145	2,00	3293	Moschatus	89	129	222	2,19
1467	Esculentus	112	73	66	2,01	3244	Moschatus	107	140	204	2,19
3286	Manihot	113	145	130	2,01	3246	Moschatus	103	174	265	2,20
1026	Caillei	79	60	77	2,01	3239	Moschatus	102	145	223	2,20
451	Caillei	122	83	69	2,01	3280	Moschatus	96	134	222	2,20
1506	Esculentus	123	78	67	2,02	3277	Manihot	117	98	143	2,23
3273	Manihot	108	116	116	2,03	3290	Manihot	100	110	190	2,24
958	Esculentus	110	86	86	2,04	3240	Moschatus	122	147	211	2,24
3230	Moschatus	106	153	159	2,04	3232	Moschatus	112	137	216	2,25
890	Caillei	104	70	75	2,05	3260	Manihot	118	97	146	2,25
280	Moschatus	92	146	186	2,07	3288	Manihot	107	95	159	2,25
3258	Manihot	96	128	157	2,07	407	Caillei	138	82	105	2,25
3233	Moschatus	104	143	164	2,08	3265	Manihot	122	109	160	2,25
3276	Manihot	121	104	104	2,08	3281	Manihot	121	104	158	2,26
3231	Moschatus	99	137	171	2,09	3264	Manihot	109	97	164	2,27
3234	Moschatus	100	153	190	2,09	3249	Moschatus	110	135	227	2,27
3242	Moschatus	112	154	171	2,09	3262	Manihot	111	95	159	2,27
3235	Moschatus	102	163	203	2,10	3256	Moschatus	115	140	237	2,29
3274	Manihot	93	117	165	2,12	3285	Manihot	119	99	165	2,30
3250	Moschatus	96	145	198	2,12	3257	Manihot	116	101	173	2,30
3292	Moschatus	102	157	202	2,12	3241	Manihot	107	96	183	2,31
3236	Moschatus	110	142	174	2,13	3263	Manihot	126	106	176	2,32
3255	Moschatus	110	167	206	2,13	3271	Manihot	100	95	205	2,33
3243	Manihot	89	89	137	2,14	592	Manihot	102	104	315	2,49
						278	Manihot	90	40	385	2,94