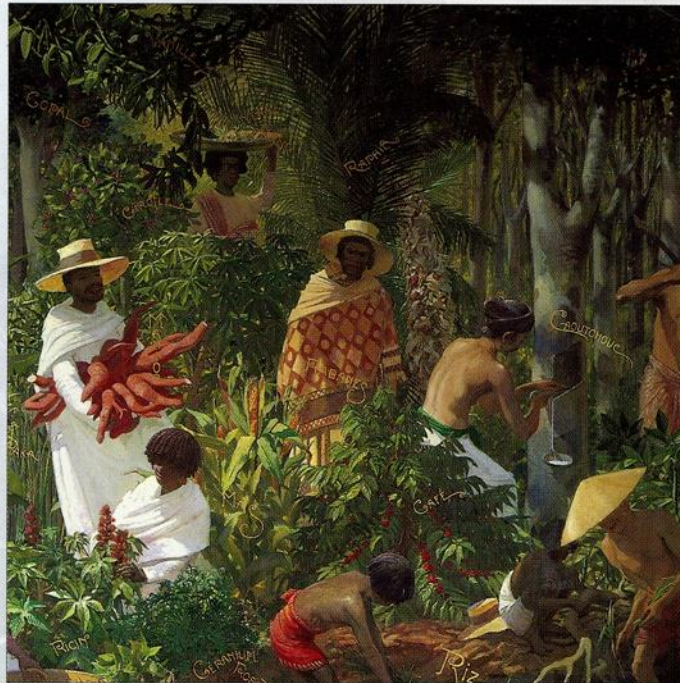


■ REPÈRES

L'amélioration des plantes tropicales

# L'amélioration des plantes tropicales

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



CIRAD

ORSTOM

## LES ÉDITEURS

---

André Charrier est professeur de génétique et d'amélioration des plantes à l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier (ENSAM) et directeur de l'unité de recherche correspondante de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA-ENSAM). Il a consacré plus de vingt années à la recherche agronomique tropicale au sein de l'Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM) et du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD). Il s'est en particulier intéressé à la conservation des ressources génétiques et à l'amélioration des caféiers.

Serge Hamon, docteur ès sciences naturelles, est directeur de recherche à l'ORSTOM et responsable du laboratoire GeneTrop. Auparavant, il a été responsable pendant huit ans du laboratoire de ressources génétiques et d'amélioration des plantes tropicales de cet institut.

Michel Jacquot a consacré sa carrière de sélectionneur à l'arachide, au maïs et au riz pluvial en Afrique, principalement en Côte d'Ivoire. Il a ensuite dirigé un programme pluridisciplinaire sur le riz, puis la mission connaissance et amélioration des plantes tropicales du CIRAD. Il est maintenant à la retraite.

Dominique Nicolas est délégué pour la connaissance et l'amélioration des plantes au sein de la direction scientifique du CIRAD. Il a consacré plus de vingt années de recherche à l'amélioration de l'hévéa, puis des plantes pérennes majeures du monde tropical.

## LE CIRAD

---

Le CIRAD, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, est un organisme scientifique spécialisé en agriculture des régions tropicales et subtropicales. Il réalise dans une cinquantaine de pays des opérations de recherche, de développement agricole et de formation.

*Illustration de couverture  
Michel Géa, Principales exportations d'origine  
végétale et animale : panneau central,  
Musée des arts d'Afrique et d'Océanie.*

© Photo RMN





# L'amélioration des plantes tropicales





# L'amélioration des plantes tropicales

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

## REMERCIEMENTS

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

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

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

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

© CIRAD et ORSTOM 1997

ISSN 1251-7224  
ISBN 2-87614-292-9  
ISBN 2-7099-1374-7



# Sommaire

---

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

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

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



## Préface

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Yvette Dattée

Directeur de recherche à l'INRA  
Directeur du GEVES

## Abstract

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

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

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

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

An English edition will be published later.





# Les agrumes

---

Patrick Ollitrault, François Luro

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

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

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

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

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

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

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

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

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

### LA BIOLOGIE ET LES MODES DE REPRODUCTION

#### La floraison et la fructification

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

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

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

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

### La polyembryonie

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

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

### La stérilité gamétique et l'incompatibilité

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

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

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

## LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE

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

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

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

## LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE ET SA STRUCTURATION

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