

## Amélioration génétique du caféier *Coffea canephora* Pierre : connaissances acquises, stratégies et perspectives

Christophe Montagnon<sup>1</sup>  
Philippe Cubry<sup>2</sup>  
Thierry Leroy<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Cirad  
UMR RPB  
F-34398 Montpellier  
France  
<christophe.montagnon@cirad.fr>

<sup>2</sup> Cirad  
UMR AGAP  
F-34398 Montpellier  
France  
<philippe.cubry@hotmail.fr>  
<thierry.leroy@cirad.fr>

### Résumé

L'amélioration variétale de *Coffea canephora* représente un grand défi pour augmenter la productivité de cette espèce et assurer un meilleur revenu aux planteurs. Les opportunités sont nombreuses : la diversité génétique de cette espèce est bien documentée, les paramètres génétiques sont relativement bien établis pour les principaux caractères d'intérêt et les ressources génomiques disponibles s'accumulent. Toutefois, des contraintes sont également à considérer : en particulier, l'histoire spécifique de la mise en culture et de la sélection a conduit à une inégalité des sélectionneurs à travers le monde pour l'accès à l'ensemble de la diversité génétique de l'espèce. Ainsi, la sélection récurrente réciproque (SRR) qui représente une innovation majeure en termes d'utilisation raisonnée des ressources génétiques n'a pu être menée qu'en Côte d'Ivoire qui seule dispose d'un ensemble complet et référencé des ressources génétiques de base de *C. canephora*. Cette stratégie est adaptée à une sortie variétale sous la forme de semences hybrides, plus adaptées à une diffusion de masse que les boutures clonales. En dehors de la Côte d'Ivoire, une sélection massale clonale sur des populations en recombinaison plus ou moins bien décrites reste souvent l'axe des programmes de création variétale. Par ailleurs, le génome de *C. canephora* est sur le point d'être séquencé et les ressources génomiques sont maintenant suffisantes pour venir en appui des programmes de sélection. Les choix stratégiques qui permettront d'utiliser au mieux ces ressources au service de l'amélioration génétique doivent être l'objet d'une réflexion approfondie, tenant compte de l'expérience acquise pour d'autres plantes : les clés de ces choix sont discutées.

**Mots clés :** choix des variétés ; gain génétique ; génétique quantitative ; paramètres génétiques ; ressource génétique ; vigueur hybride.

**Thèmes :** amélioration génétique ; productions végétales.

### Summary

**Coffee *Coffea canephora* Pierre genetic improvement: Acquired knowledge, strategies and perspectives**

*Coffea canephora* coffee varietal improvement stands as a huge challenge towards better productivity and hence better income for producers. Opportunities are numerous : the genetic diversity of the species is well documented, genetic parameters are well established for the main characteristics of interest and genomic resources are accumulating. However, constraints are also present: in particular, the specific history of *C. canephora* growing and breeding has led to an unequal access to the whole genetic diversity among breeders around the world. For instance, only Côte d'Ivoire could implement a Reciprocal Recurrent Selection (RRS) programme, representing a major innovation for the comprehensive use of genetic resources, as only this country has the whole genetic diversity available in its field collections. This RRS strategy is adapted to hybrid seed varietal release, more suitable than clonal cuttings for a massive varietal diffusion. Apart from Côte d'Ivoire, countries are often relying on clonal mass selection

Pour citer cet article : Montagnon C, Cubry P, Leroy T, 2012. Amélioration génétique du caféier *Coffea canephora* Pierre : connaissances acquises, stratégies et perspectives. *Cah Agric* 21 : 143-53. doi : 10.1684/agr.2012.0556

from recombining populations whose genetic background is not always clearly described. *C. canephora* genomic resources are now sufficient to support breeding programmes. The coffee genome is about to be sequenced. Strategic choices for optimal use of these resources towards better genetic gains deserve deep reflexion based on the acquired experience with other crops: key elements for these choices are discussed.

**Keywords:** breeding; genetic gain; genetic parameters; genetic resources; hybrid vigour; quantitative genetics.

**Subjects:** genetic improvement; vegetal productions.

Le caféier *Coffea canephora* produit le café commercialement dénommé Robusta. Il représente 35 % de la production mondiale, le reste correspondant au café Arabica produit par *C. arabica*. Le café Robusta est considéré comme moins aromatique que l'Arabica mais il est recherché entre autres pour ses propriétés technologiques, en particulier pour l'industrie du café soluble. La mise en culture de *C. canephora* est récente : fin du XIX<sup>e</sup>-début du XX<sup>e</sup> siècle, alors que *C. arabica* était déjà cultivé au XVIII<sup>e</sup> siècle. Elle a été réalisée par l'utilisation de populations génétiquement hétérogènes diffusées par graines. Dans cet article, nous passons d'abord en revue les connaissances acquises en termes de diversité génétique de l'espèce, de paramètres génétiques des traits sélectionnés et de ressources génomiques. Ensuite, nous étudions les différentes stratégies d'amélioration génétique de *C. canephora* en tenant compte du type de ressources génétiques effectivement disponibles pour les sélectionneurs, en relation avec le choix du type de variétés distribuées (semences ou clones). Nous donnons enfin des pistes de réflexion pour une utilisation optimale des ressources génomiques en appui aux programmes de sélection de *C. canephora*.

## Biologie et diversité génétique de *C. canephora* :

### Biologie de la plante

L'espèce *C. canephora* est une Rubiacée des forêts tropicales africaines.

Elle appartient au genre *Coffea* qui comprend plus d'une centaine d'espèces ou taxons (Davis *et al.*, 2011). *C. canephora* est une plante diploïde ( $2n = 22$ ) comme toutes les autres espèces du genre *Coffea*, à l'exception de l'espèce tétraploïde *C. arabica* ( $2n = 44$ ). *C. canephora* est adapté aux climats chauds (24 à 26 °C) sans grandes amplitudes thermiques, dont la pluviométrie n'est pas inférieure à 1 200 mm/an. Ses fleurs sont hermaphrodites et strictement allogames du fait d'une auto-incompatibilité gamétophytique contrôlée par une série d'allèles S (Berthaud, 1980). Les fruits sont des drupes communément appelées cerises. Elles renferment généralement deux graines.

Le caféier *C. canephora* est un arbuste multicaule dont la hauteur dépasse rarement 7 à 8 mètres. L'espèce peut fleurir une ou plusieurs fois par an, en général 6 jours après une pluie d'au moins 10 mm suivant une période de stress hydrique. La durée de développement des cerises varie de 8 à 12 mois. Ainsi, en république de Côte d'Ivoire (RCI), la floraison principale a généralement lieu au cours des mois de janvier et février et la récolte s'effectue en trois à quatre cueillettes, d'octobre à janvier. La pollinisation est essentiellement entomophile.

### Aire de répartition et structure des populations naturelles

L'aire de répartition de *C. canephora* à l'état naturel se situe dans la zone intertropicale africaine. Cinq régions de découverte de populations sylvestres peuvent être retenues (*figure 1*) : i) l'Afrique de l'Ouest (Guinée et Côte d'Ivoire) ; ii) une zone aux confins de

la Centrafrique, du Cameroun et du Congo ; iii) la façade atlantique du Gabon à l'Angola ; iv) le Bassin central du Congo ; et v) l'Ouganda. Pour une revue bibliographique historique de la découverte de populations sylvestres de *C. canephora*, le lecteur pourra se reporter à Cramer (1957) et Montagnon (2000).

Le caféier *C. canephora* se trouve à l'état spontané dans les forêts sous forme de populations plus ou moins éloignées (de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres) les unes des autres (Portères, 1937 ; Berthaud, 1986). La taille de ces populations peut varier de quelques unités à plusieurs centaines d'individus. Des échanges génétiques peuvent avoir lieu entre populations sylvestres et plantations avoisinantes (Berthaud, 1985 ; Montagnon *et al.*, 1993). En RCI, seules les populations de *C. canephora* trouvées dans les forêts primaires semblent ne pas avoir eu de contacts génétiques avec des caféiers cultivés. Inversement, les caféiers cultivés en plantation peuvent provenir de recombinaisons génétiques entre les variétés introduites et les populations locales (Montagnon *et al.*, 1993).

De nombreuses prospections de caféiers sylvestres de l'espèce *C. canephora* (*tableau 1*) ont permis d'en étudier la diversité génétique.

### Diversité génétique

Les résultats les plus récents concernant la diversité génétique de *C. canephora* proviennent d'une étude de plus de 500 individus avec 7 marqueurs microsatellites retenus parmi plusieurs dizaines (Cubry *et al.*, 2008). La *figure 2* montre cinq groupes génétiques clairement séparés :

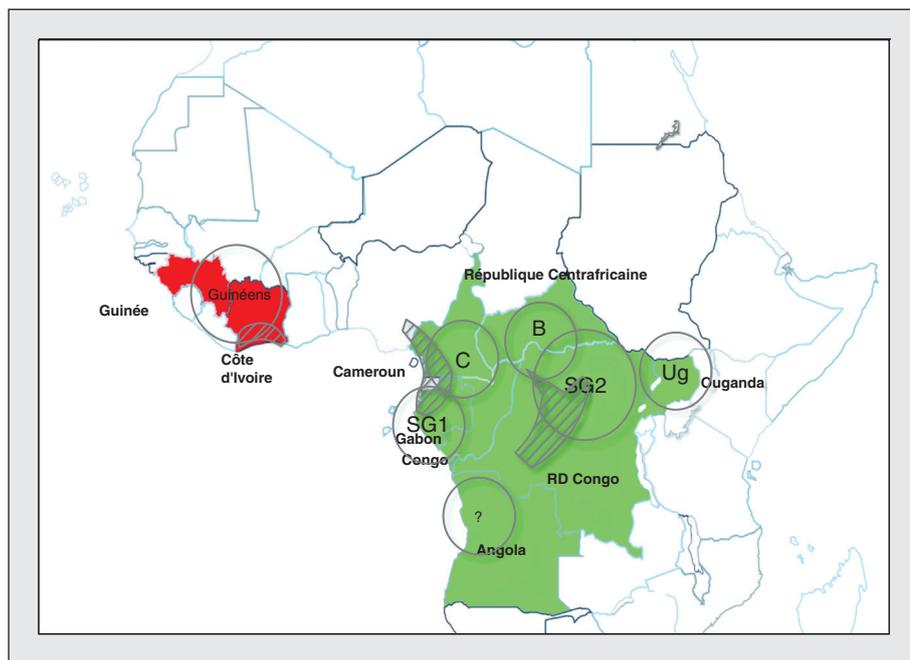


Figure 1. Origine géographique des principaux groupes génétiques de *Coffea canephora*.

Figure 1. Geographic origin of the main genetic groups of *C. canephora*.

En rouge : origine géographique du pool guinéen ; en vert : origine géographique des groupes génétiques du pool congolais ; cercles avec nom du groupe génétique : origine géographique de chaque groupe (les caféiers sylvestres d'Angola restent à étudier) ; zones hachurées : zones refuges du dernier maximum de glaciation (il y a 20 000 ans).

– le groupe guinéen (G) représenté par les individus de la zone Côte d'Ivoire-Guinée en Afrique de l'Ouest ;  
 – le groupe C représenté par les caféiers collectés aux confins du Cameroun, de la Centrafrique et du

Congo, dont les caféiers dits de la Nana.

– le groupe SG1 représenté par les caféiers Luki et Niaouli originaires du sud du Gabon ainsi que les Conilons ;

– un grand groupe SG2 constitué des caféiers cultivés originaires du Bassin du Congo et des caféiers du sud de la Centrafrique ;

– un groupe « Ug » ou « Ougandais » correspondant aux populations sylvestres originaires d'Ouganda.

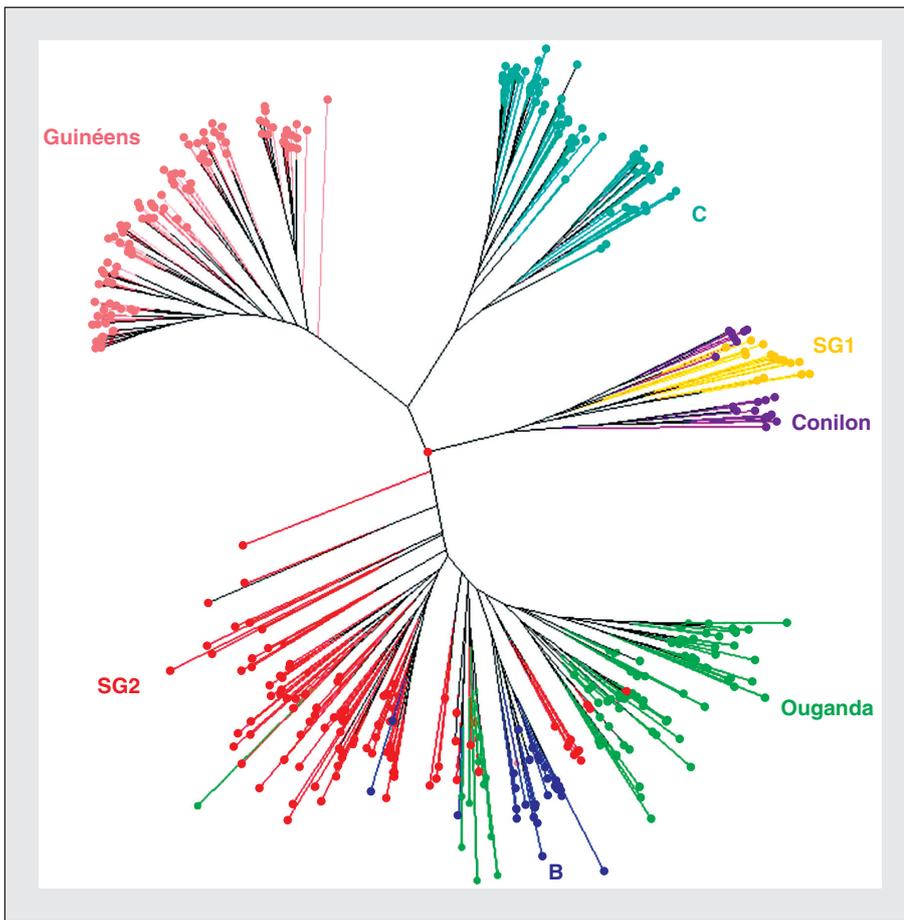
Cette étude confirme globalement les résultats obtenus lors de précédentes études (tableau 2) basées sur des isoenzymes (Berthaud, 1986 ; Montagnon *et al.*, 1992 ; Dussert *et al.*, 1999) ou les marqueurs RFLP (Dussert *et al.*, 1999). Toutefois, l'étude de Cubry (2008) tend à rassembler dans un même grand groupe SG2 tous les individus originaires du Bassin du Congo ou de ses marges, y compris les caféiers du groupe B précédemment proposé par Dussert *et al.* (1999). Par ailleurs, ce travail confirme la proximité génétique des Conilons cultivés au Brésil avec les caféiers du groupe SG1 originaires du Sud Gabon. Cela confirme l'hypothèse de Montagnon (2000) basée sur le phénotype de ces arbres et sur la dérivation du terme Conilon à partir du nom Kouilou – les « u » devenant « n ». Kouilou est le nom d'un fleuve côtier se jetant dans l'océan Atlantique au Sud Gabon. L'analyse récente de caféiers sauvages et cultivés du Sud-Ouest de la République démocratique du Congo a montré qu'ils appartaient également au groupe SG1 (Cubry, 2008). Enfin, Cubry a mis

### Tableau 1. Liste des prospections de *Coffea canephora* sylvestres.

Table 1. List of wild *Coffea canephora* surveys.

| Année     | Pays prospectés           | Organismes*    | Lieux de mise en collection                | Référence   |
|-----------|---------------------------|----------------|--|---|
| 1975-1991 | Côte d'Ivoire             | IRCC<br>Orstom | Côte d'Ivoire                              | Berthaud, 1986<br>Le Pierres (Rapport)<br>Couturon et Montagnon, 1991 (Rapport) |
| 1975      | République centrafricaine | IRCC           | République centrafricaine<br>Côte d'Ivoire | Berthaud et Guillaumet, 1978  |
| 1983      | Cameroun                  | IRCC<br>Orstom | Cameroun<br>Côte d'Ivoire                  | Anthony <i>et al.</i> , 1984  |
| 1985      | Congo                     | Orstom         | Congo<br>Côte d'Ivoire                     | De Namur <i>et al.</i> , 1988   |
| 1987      | Guinée                    | IRCC<br>Orstom | Guinée<br>Côte d'Ivoire                    | Le Pierres <i>et al.</i> , 1990   |
| 2005-2008 | Ouganda                   | Cirad-Uganda   | Ouganda                                    | Musoli <i>et al.</i> , 2009   |

\* IRCC : Institut de recherche sur le café et le cacao, aujourd'hui englobé dans le Cirad ; Orstom : aujourd'hui IRD.



**Figure 2.** Arbre de Neighbour-Joining basé sur un tableau de dissimilarités entre individus calculées à l'aide du Simple-Matching Index (519 individus, 7 marqueurs microsatellites).

**Figure 2.** Neighbour-Joining tree based on dissimilarity matrix calculated from Simple Matching Index (519 individuals and 7 SSR markers).

Cet arbre regroupe l'ensemble des populations ou groupes de diversité étudiés jusqu'à présent (Cubry, 2008).

Chaque couleur correspond à un groupe génétique : guinéen, SG1, SG2, B, C, Ouganda (= Ug). La couleur violette correspond au matériel représentatif de la variété brésilienne Conilon.

pour la première fois en évidence une structuration au sein du groupe guinéen sur la base des microsatellites, ce que les études antérieures n'avaient pu montrer sur la base de marqueurs isoenzymes et RFLP. Cette structuration concerne la population Pelezi qui se différencie de l'ensemble des autres populations guinéennes. On peut même observer une structuration plus fine au sein de ces dernières lorsque l'on augmente le nombre de marqueurs (Cubry, 2008).

Musoli *et al.* (2009) ont analysé en détail la diversité génétique des génotypes de *C. canephora* prospectés en Ouganda. Ce travail a montré que les deux formes traditionnellement cultivées d'Ouganda – Erect et Nganda – appartenaient au groupe congolais

SG2. Les populations sylvestres sont quant à elles clairement distinctes du groupe SG2 connu et constituent un nouveau groupe de diversité du pool congolais.

## État des connaissances en génétique quantitative

La génétique quantitative englobe toutes les techniques qui permettent de mieux prédire la valeur génétique d'un candidat à la sélection. L'héritabilité

( $h^2$ ) est un paramètre majeur de génétique quantitative : il mesure la part de la génétique par rapport à celle de l'environnement dans la variabilité phénotypique d'un caractère. On distingue l'héritabilité au sens large quand on considère la variance génétique totale, de l'héritabilité au sens strict si l'on utilise la part de la variance génétique additive, totalement transmissible à la génération suivante. Comprise entre 0 et 1, l'héritabilité est nulle ou égale à 1 si la variation phénotypique du caractère est uniquement due, respectivement, à la variation environnementale ou génétique. Il est possible d'améliorer la qualité de la prédiction de la valeur génétique d'un caractère donné en utilisant des caractères dits secondaires. La pertinence des caractères secondaires est mesurée par les corrélations génétiques et environnementales avec le caractère principal. Il existe une classe particulière de caractères secondaires : ce sont les marqueurs moléculaires associés à des zones du génome (QTL, *Quantitative Trait Loci*) qui expliquent une partie de la variation du caractère ciblé. On parle alors de sélection assistée par marqueurs (SAM).

## Génétique quantitative classique

Durant les décennies 1980 et 1990, une quantité considérable de connaissances a été accumulée sur les paramètres de génétique quantitative de *C. canephora* (Leroy *et al.*, 1993 ; Leroy *et al.*, 1994 ; Leroy *et al.*, 1997 ; Montagnon *et al.*, 1998a ; Montagnon, 2000 ; Montagnon *et al.*, 2003a ; Montagnon *et al.*, 2008), grâce à des méthodes expérimentales innovantes adaptées aux parcelles élémentaires randomisées mono-arbre (Montagnon *et al.*, 2001 ; Montagnon *et al.*, 2003a). La connaissance de tous ces paramètres génétiques permet de définir les schémas de sélection optimaux qui seront traités plus loin. Les principaux caractères étudiés sont : le rendement, les caractères architecturaux, la taille et la composition biochimique des grains. Les héritabilités individuelles du rendement estimées au sens strict et au sens large ont une valeur moyenne de 0,32 et 0,43 respectivement. Dans le cadre d'estimations en test de descendance, l'héritabilité familiale est

**Tableau 2. Les groupes génétiques de *Coffea canephora* et leur origine géographique établis par Cubry (2008). Correspondances avec les travaux antérieurs.**

Table 2. Genetic groups of *C. canephora* and their geographic origin after Cubry (2008). Comparison with previous studies.

| Type de marqueurs  | Microsatellites | Correspondance avec travaux antérieurs |                                |                | Origine géographique  |
|--------------------|-----------------|--|--------------------------------|----------------|---|
|                    |                 | RFLP <sup>1</sup>                      | Isoenzymes                     | Isoenzymes     |   |
| Référence          | Cubry, 2008     | Dussert <i>et al.</i> , 1999           | Montagnon <i>et al.</i> , 1992 | Berthaud, 1986 |   |
| Groupes génétiques | Guinéen         | D                                      | Guinéen                        | Guinéen        | Guinée + Côte d'Ivoire  |
|                    | SG1             | A                                      | SG1                            |                | Façade atlantique de l'Afrique centrale                       |
|                    | SG2             | E + B <sup>3</sup>                     | SG2                            | Congolais      | Bassin du fleuve Congo (RDC) <sup>2</sup><br>Sud Centrafrique |
|                    | C               | C                                      | Non inclus                     |                | Confins Centrafrique-Cameroun-RDC                             |
|                    | Ug              | Non inclus <sup>4</sup>                |                                | Non inclus     | Ouganda   |

<sup>1</sup> : RFLP = *Restriction fragment length polymorphism* ; <sup>2</sup> : RDC = République démocratique du Congo ; <sup>3</sup> : Dussert *et al.* ont attribué des lettres aux différents groupes génétiques. Cubry (2008) a inclus le groupe B dans le groupe SG2 ; <sup>4</sup> : le matériel végétal représentatif des groupes C et Ug n'a pas été inclus dans toutes les études. Les populations sylvestres d'Ouganda (Ug) n'ont été étudiées que par Cubry (2008).

importante : elle s'élève à 0,83 en moyenne avec 30 à 40 arbres par descendance. Enfin, dans le cadre de l'identification d'arbres individuels combinant les informations familiales et individuelles – en vue d'une sélection clonale –, l'héritabilité individuelle intrafamille est un élément important. Elle atteint 0,22 en moyenne. Dans quelques cas, les héritabilités effectivement réalisées ont pu être mesurées ; elles confirment les valeurs obtenues par estimation, sauf pour l'héritabilité réalisée individuelle intrafamille du rendement (0,04 réalisée contre 0,22 estimée).

Les paramètres génétiques de caractères secondaires, en particulier liés à l'architecture des arbres, ont également été étudiés, soit comme cibles de la sélection, soit comme prédicteurs du rendement. Comme attendu, les caractères architecturaux – par exemple la longueur des entre-nœuds – ont des héritabilités élevées, parfois au-delà de 0,50. Cependant, les corrélations génétique et environnementale avec le rendement s'avèrent respectivement faible et élevée et n'en font pas des prédicteurs efficaces.

L'héritabilité individuelle au sens strict de la taille des grains s'est avérée variable selon les essais. La difficulté

de prédire la valeur des descendants est certainement liée à la corrélation environnementale négative entre le rendement et la taille des grains.

Les paramètres génétiques de la composition biochimique du café vert de *C. canephora* ont été étudiés par Montagnon *et al.* (1998a). Les héritabilités individuelles au sens strict observées pour la teneur en caféine et en matières grasses sont élevées (0,80 et 0,74, respectivement). Elles sont intermédiaires pour la teneur en trigonelline et en acides chlorogéniques (0,38 et 0,36 respectivement) et faibles pour la teneur en saccharose (0,11). Aucune de ces teneurs n'est corrélée génétiquement au rendement. Toutefois, la teneur en matières grasses a une forte corrélation environnementale négative avec le rendement.

### Vers une sélection assistée par marqueurs

Pour une revue détaillée des connaissances acquises en matière de génomique des caféiers, le lecteur pourra se reporter à Lashermes *et al.* (2008 et 2012) et à De Kochko *et al.* (2010). Nous ne détaillerons ici que les résultats concernant la cartogra-

phie génétique et l'identification de QTL.

Les premières cartes génétiques de *C. canephora* ont été construites en utilisant des haploïdes doublés de *C. canephora* et ont permis d'ouvrir la voie aux études de QTL (Paillard *et al.*, 1996 ; Lashermes *et al.*, 2001) dont ceux liés au locus de l'incompatibilité gamétophytique (Lashermes *et al.*, 1996). Plus récemment, des travaux ont été menés à partir de descendance en ségrégation issues de croisement entre un parent congolais et un parent hybride congolais par guinéen. Dans un cas, la population de 93 individus a permis d'établir une carte génétique qui a été comparée avec la cartographie génétique de la tomate (Lefebvre-Pautigny *et al.*, 2010). Cette même population a par ailleurs permis de localiser des QTL pour l'aptitude à la multiplication horticole et par embryogenèse somatique (Priyono *et al.*, 2010).

Dans l'autre cas, la construction d'une carte génétique de plus de 200 marqueurs à partir d'une population en ségrégation de 248 individus (Leroy *et al.*, 2011) a permis de mettre en évidence des QTL pour des caractères de rendement, mais aussi des caractères liés à la qualité comme les teneurs

en acides chlorogéniques ou en saccharose des graines.

Notons également que des cartes génétiques développées à partir de croisements interspécifiques impliquant *C. canephora* ont permis d'identifier des QTL de caractères contrastés entre espèces : durée du cycle de fructification (Akaffou *et al.*, 2003) ou caractères morphologiques (N'Diaye *et al.*, 2007).

## Les stratégies d'amélioration génétique de *C. canephora*

### Origine des caféiers disponibles pour la sélection

La diversité génétique connue de *C. canephora* n'est pas forcément disponible telle quelle pour tous les programmes d'amélioration dans le monde. Nous considérons les différents types suivants de populations auxquelles un sélectionneur peut avoir accès, en fonction de ce qu'elles représentent de la diversité génétique de l'espèce décrite en première partie de cet article :

- populations  $P_0$  : populations sylvestres locales et populations domestiquées localement à partir de populations sylvestres : ces populations  $P_0$  représentent une partie originelle de la diversité génétique de l'espèce ;
- populations  $P_1$  : populations issues d'un croisement naturel ou contrôlé de première génération entre des populations  $P_0$  génétiquement distantes ;
- populations  $P_n$  : populations issues d'un ou plusieurs cycles de recombinaison entre une ou plusieurs populations  $P_1$ . La richesse allélique des populations  $P_n$  dépend directement du nombre de populations  $P_1$  fondatrices et de la diversité génétique des populations parentales  $P_0$ .

Nous considérons dans la suite les différents centres de recherche impliqués dans la sélection. L'histoire de la sélection de *C. canephora* est particulière dans le sens où différents centres principaux de sélection (CPS) se sont succédé dans le temps (Montagnon et

*al.*, 1998c) : Java en Indonésie au début du xx<sup>e</sup> siècle, l'Ouganda et le Congo de 1930 à 1960 et la Côte d'Ivoire de 1960 à 2000. Cela ne signifie pas que les programmes de sélection de *C. canephora* sont inexistantes ailleurs durant ces périodes (Angola, Inde, Madagascar...), mais ils n'ont pas la même magnitude et le même rayonnement que ceux réalisés dans les CPS. Le Brésil devient depuis les années 1980 un centre important de sélection de *C. canephora* en devenant, ainsi que le Mexique.

Le *tableau 3* résume le matériel végétal disponible dans les différents centres de sélection qui se sont succédé dans le temps. Il résume également des informations historiques détaillées (Montagnon, 1998b ; Montagnon, 1998c ; Montagnon, 2000). Seuls la Guinée/Côte d'Ivoire et le Congo/Ouganda ont eu accès sur leurs territoires à des populations  $P_0$ . En revanche, la Côte d'Ivoire, avec des partenariats internationaux, a introduit de façon référencée et documentée des populations  $P_0$  de l'ensemble de la diversité génétique connue en Afrique, mises à part les populations  $P_0$  « Ug » d'Ouganda. Tous les autres centres ont dépendu et dépendent toujours uniquement de matériel introduit pour réaliser l'amélioration de *C. canephora*. Dans la plupart de ces cas (Indonésie, Madagascar, Mexique), les différentes étapes des introductions de  $P_0$  et/ou  $P_1$ , de croisement de ces  $P_0$  pour devenir  $P_1$  puis  $P_n$  ne sont que peu ou pas décrites (voir Cramer, 1957 pour l'Indonésie). L'introduction du Conilon au Brésil est un peu plus documentée (Ferrao *et al.*, 2009). Pour ces pays, seule l'observation des  $P_n$  actuelles donne une idée de la diversité génétique disponible et de sa structuration. Quand elles existent, ces études montrent que la plupart des  $P_n$  disponibles aujourd'hui sont issues de recombinaisons entre  $P_0$  originelles des groupes SG2 et SG1 congolais (Prakash *et al.*, 2005 pour Indonésie ; Cubry, 2008 pour le Brésil ; Montagnon, données non publiées pour le Mexique), avec une prédominance d'allèles SG1 dans le cas du Brésil et SG2 dans le cas du Mexique. À notre connaissance, aucune étude sur les populations du Vietnam n'a été publiée.

Donc, seule la Côte d'Ivoire dispose dans ses collections de populations représentatives de la quasi-totalité de

la diversité génétique de l'espèce pour la réalisation de programmes d'amélioration de *C. canephora*. Tous les autres centres de sélection ne disposent au mieux que d'une partie de la diversité génétique connue sous forme de populations en recombinaison ( $P_n$ ).

Une grande majorité des publications scientifiques récentes sur l'amélioration de *C. canephora* provient de la Côte d'Ivoire durant la période 1980-2000 et fournit les principaux résultats de cette revue.

### Le choix du type de variétés : clones et/ou hybrides ?

Toute stratégie d'amélioration et de création variétale se doit de déterminer le type de variétés à créer. La biologie de *C. canephora* permet de produire à grande échelle soit des clones, soit des hybrides de clones. Le choix entre ces deux types de variétés dépend de différents facteurs :

*La faisabilité technique et économique de la reproduction de masse des variétés* : la production de semences hybrides est relativement simple pour *C. canephora*. Du fait de sa stricte auto-incompatibilité, il suffit de planter un champ semencier suffisamment isolé comportant les deux parents A et B. Toutes les graines récoltées sur le parent A et sur le parent B seront issues du croisement de A par B. S'il n'y a pas d'effets maternels marqués – ce qui semble être le cas général – la stabilité et la reproductibilité de la variété sont assurées.

En revanche, la multiplication clonale par bouturage horticole nécessite des infrastructures lourdes. En conséquence, la production d'une semence revient dix fois moins chère que la production d'une bouture. L'embryogenèse somatique peut représenter une alternative pour la reproduction clonale de *C. canephora* (Ducos *et al.*, 2007).

*L'acceptation par le planteur* : dans la plupart des pays, les planteurs préfèrent nettement utiliser des semences qui sont plus faciles à élever en pépinière que les boutures (Rakotomalala *et al.*, 1997).

*L'homogénéité de la variété distribuée* : d'une part, chaque clone est évidemment homogène, mais au niveau de la parcelle un mélange d'au moins cinq clones différents est



nécessaire pour éviter des problèmes d'incompatibilité et assurer des pollinisations croisées efficaces. D'autre part, l'homogénéité génétique des hybrides de clones dépend du niveau d'homozygotie des deux parents (Montagnon, 2000).

**Les performances agronomiques générales de la variété :** les clones sélectionnés ont généralement de bonnes performances agronomiques. Seuls les hybrides intergroupes entre des parents suffisamment homozygotes et distants génétiquement – en général issus de populations P<sub>0</sub> guinéenne et congolaise – peuvent atteindre et même dépasser jusqu'à 40 % le niveau des anciens clones en termes de rendement et de vigueur (Montagnon *et al.*, 2003a).

**Les performances spécifiques de la variété :** des caractères exceptionnels liés à la qualité, à la résistance à certaines maladies, sont facilement fixables par clonage, mais parfois difficiles à reproduire par semences. En effet, certaines caractéristiques spécifiques sont difficiles à réunir dans un même individu à partir de croisements et/ou à reproduire par croisement. Il s'agit ici soit de résistances polygéniques à un bioagresseur, soit de caractères spécifiques de qualité organoleptique ou de taille des grains. Dans de tels cas, seule une reproduction clonale permet une fixation rapide du progrès génétique. Pour ce qui est des bioagresseurs, *C. canephora* est relativement épargné ; seule la crainte d'une maladie réémergente en Ouganda, la trachéomycose (*Fusarium xyloïdes*), semble suffisamment forte pour favoriser des variétés clonales qui démontreraient une certaine tolérance à cette maladie (Musoli *et al.*, 2008).

En résumé, si le sélectionneur a accès à une diversité génétique incluant des populations P<sub>0</sub> de groupes génétiques suffisamment distants et s'il ne rencontre pas de contraintes biotiques ou de demande particulière pour la qualité, il optera certainement pour la création variétale d'hybrides, faciles à produire sous forme de semences.

## Les stratégies de création variétale

### Création variétale d'hybrides

Le principal programme de sélection visant à produire des hybrides de clones

de *C. canephora* est la sélection récurrente réciproque (SRR) appliquée en RCI depuis le milieu des années 1980. La SRR représente une innovation majeure en ce qu'elle optimise l'utilisation de la diversité génétique connue de *C. canephora*. Ce programme a déjà été décrit par Montagnon *et al.* (1998c) et nous n'en reprenons ici que les résultats et enseignements principaux.

Après le premier cycle de sélection, la moyenne des hybrides dépasse de 15 % les meilleurs clones sélectionnés dans les années 1970 (figure 3). Les meilleurs hybrides produisent jusqu'à 40 % de plus que ces clones et leur production dépasse 3 tonnes de café vert par hectare (Montagnon *et al.*, 2008). En Côte d'Ivoire, les hybrides intergroupes entre guinéens et congolais produisent en moyenne deux fois plus que les hybrides entre groupes SG1 et SG2 du pool congolais (Montagnon, 2000) ; cela étant, les résultats pourraient être différents dans d'autres conditions pédoclimatiques.

Après le premier cycle, la valeur en test des populations de base des guinéens et des congolais a été améliorée pour le rendement de 38 et 31 % respectivement. Ces résultats sont très encourageants et permettent d'envisager la poursuite de la SRR sur plusieurs générations.

L'utilisation des haploïdes doublés de *C. canephora* offre la possibilité de créer de véritables hybrides F1 homogènes (Charrier et Berthaud, 1988). Toutefois, la difficulté d'obtention des haploïdes doublés et leurs faibles performances agronomiques en valeur propre (Lashermes *et al.*, 1994) ont conduit à attendre la redynamisation des recherches sur l'haplométhode chez *C. canephora*.

### Création variétale de clones

Dans la plupart des pays (autres que la Côte d'Ivoire), les populations disponibles pour la sélection sont des populations P<sub>n</sub> issues de recombinaisons (voir ci-dessus le paragraphe « Origine des caféiers disponibles pour la sélection »). Dans cette situation, une sélection massale de clones avec une forte intensité de sélection peut permettre des gains génétiques conséquents. Ce fut le cas en Côte d'Ivoire (avant la période SRR) dans les années 1950 et 1960 (Capot, 1977 ; Charmetant *et al.*, 1990), au Cameroun (Bouharmont et Awemo, 1979), à Madagascar (Braudeau *et al.*, 1962) mais également au Mexique avec la variété Romex (Zamarripa, comm. pers.).

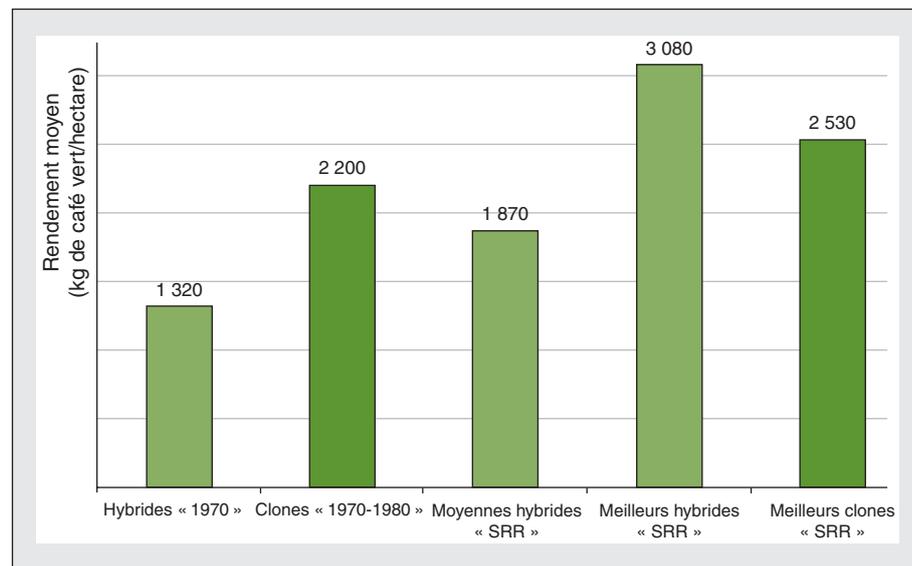


Figure 3. Rendement de différentes variétés clonales (vert foncé) et hybrides (vert clair) de *C. canephora* sélectionnées en Côte d'Ivoire (d'après Montagnon, 2000).

Figure 3. Yield of different *C. canephora* clonal (deep green) and hybrid (light green) varieties selected in Côte d'Ivoire (Montagnon, 2000).

SRR : sélection récurrente réciproque.

Au Brésil, un remarquable travail de sélection clonale à partir des populations localement disponibles a été réalisé depuis plusieurs décennies (Ferrao *et al.*, 2007a). Les progrès génétiques réalisés sont significatifs grâce aux différents mélanges clonaux sélectionnés dont le dernier « Vitoria – Incaper 8142 », diffusé à partir de 2004, atteint en moyenne dans des essais contrôlés sans irrigation, une productivité de près de 3 tonnes de café vert par hectare et par an (Ferrao *et al.*, 2007b).

### Combinaison de la création variétale de clones et d'hybrides

La création variétale de clones et celle d'hybrides ne sont pas exclusives l'une de l'autre. Au contraire, dans l'histoire de la sélection de *C. canephora*, l'une a souvent précédé l'autre. En réalité, on peut distinguer deux situations :

1. Le programme est focalisé sur la sélection clonale : les clones sélectionnés sont essentiellement utilisés dans des mélanges clonaux ou plus rarement comme parents d'une variété synthétique « semences » : c'est le cas de la variété « Robusta Tropical » du Brésil (Ferrao *et al.*, 2007b) ou de la variété Romex quand elle est distribuée par semences (Zamarrippa, comm. pers.). D'un point de vue génétique, les semences produites par des clones élites ont une performance proche de ces clones si ceux-ci sont issus de populations  $P_n$  sans structuration marquée.

2. Le programme est focalisé sur la sélection d'hybrides intergroupes : la descendance d'un croisement entre deux géniteurs *C. canephora*, strictement allogames, présente nécessairement une certaine variabilité génétique puisque les parents ne sont jamais complètement homozygotes. Toutefois, les gains génétiques obtenus par sélection clonale intra-hybride ne sont pas significativement différents de 0 et même parfois sont négatifs (Montagnon, 2000). Pour capter la faible variabilité génétique présente dans les hybrides, il faudrait déployer des efforts démesurés par rapport aux gains génétiques possibles.

Même si la sélection clonale peut permettre des progrès rapides dans certaines situations, la multiplication végétative et l'acceptation des plants

clonaux par les planteurs demeurent des contraintes à moyen et long termes. En parallèle à une première sélection clonale pour un progrès génétique à court terme, il est donc recommandé en général d'accroître la diversité génétique disponible pour s'orienter vers une sélection d'hybrides intergroupes, tout en tenant compte des caractéristiques phénotypiques de chacun des groupes génétiques (Montagnon *et al.*, 1998a).

### Perspectives de la sélection assistée par marqueurs pour l'optimisation de l'amélioration de *C. canephora*

De plus en plus de QTL sont identifiés chaque année pour *C. canephora* (voir ci-dessus le paragraphe « Vers une sélection assistée par marqueurs »). Il n'y a cependant pas eu d'application directe pour l'amélioration variétale de *C. canephora*. Pour d'autres plantes cultivées au contraire, les travaux en ce sens sont nombreux. C'est une opportunité pour *C. canephora* afin d'apprendre de l'expérience acquise pour d'autres plantes. Après plusieurs années d'utilisation des marqueurs moléculaires pour l'amélioration de plantes modèles ou industrielles, les résultats n'ont pas été à la hauteur des espérances, en particulier pour les caractères quantitatifs complexes. Bernardo et Yu (2007) estiment que deux objectifs distincts ont été confondus : le premier objectif est la découverte de gènes d'intérêt ; le second concerne la sélection assistée par marqueurs (SAM) afin d'optimiser la prédiction de la valeur génétique. L'identification de QTL a été fort utile pour confirmer des gènes d'intérêt avec lesquels ils colocalisent, mais elle n'a pas eu l'impact espéré pour la SAM et la prédiction de la valeur génétique (voir Hill, 2010 pour une revue).

Fort de ce constat, plusieurs auteurs ont proposé de nouvelles méthodes pour optimiser la SAM. La plus représentative de ce mouvement est la sélection pangénomique – *Genome Wide Selection* – qui utilise un jeu de marqueurs répartis sur l'ensemble du génome, sur de grandes populations pour prédire la valeur génétique

(Meuwissen *et al.*, 2001 ; Bernardo et Yu, 2007). Pour *C. canephora* les populations de base  $P_0$  mais également des populations  $P_n$  en recombinaison seraient d'excellentes candidates pour appliquer la sélection pangénomique. Dans l'état actuel, une application optimale de la SAM pour la prédiction de la valeur génétique serait pertinente : i) en SRR pour laquelle les populations de bases sont recombinaisonnées à chaque cycle : on parlerait alors de MARS (*Marker Assisted Recurrent Selection*) ; et ii) en sélection clonale appliquée à de larges populations en recombinaison ( $P_n$ ), pour laquelle la sélection pangénomique est parfaitement adaptée.

## Conclusions

Le besoin de nouvelles variétés de *C. canephora* n'a certainement jamais été aussi fortement ressenti. Les producteurs demandent plus de productivité. Les industriels demandent plus de volume, en particulier sous la pression de l'industrie du café soluble : *C. canephora* présente en effet un taux d'extractibilité de matières solides plus élevé que *C. arabica*. La part du café Robusta – produit par *C. canephora* – face à l'Arabica est en constante augmentation sur le marché : elle est passée de 25 à 35 % en 15 ans et certains analystes prédisent qu'elle pourrait atteindre 50 %.

Les connaissances acquises – diversité génétique, paramètres génétiques, QTL – constituent autant d'opportunités pour répondre à ce défi. Cependant, les faiblesses liées au contexte de l'activité des acteurs de la sélection ne sont pas moins nombreuses : l'accès à la diversité génétique disponible est restreint ; pour la première fois depuis un siècle, il n'y a plus aujourd'hui de grands centres de sélection de *C. canephora* ; le secteur de l'amélioration variétale manque de professionnalisme.

En outre, la protection juridique des variétés de *C. canephora* par le système de l'Union internationale pour la protection des obtentions végétales (UPOV) est quasi absente du secteur de la production de cette espèce, même si des travaux de sélection des caféiers ont été menés dans différents pays au cours du xx<sup>e</sup> siècle. Or, ce système

permet une protection des obtentions végétales qui assure une rémunération des acteurs qui souhaitent investir dans la création variétale, tout en laissant ces nouvelles ressources génétiques libres d'accès.

Aujourd'hui, paradoxalement, ce sont les programmes à long terme sur le terrain qui font le plus défaut à la mise en œuvre de l'amélioration et de la création variétale susceptibles d'apporter un progrès génétique profitable au planteur. Le Brésil (Incap) est aujourd'hui l'un des acteurs les plus actifs, avec probablement le Mexique (Inifap) dans un futur proche. Les acteurs privés commencent – pour certains depuis un certain temps – à investir dans l'amélioration génétique de *C. canephora*. Il est probable, voire souhaitable, que ce secteur de la création variétale pour le caféier se professionnalise à l'instar des autres grandes cultures. En particulier, le secteur café doit adopter la notion de variété protégée au sens de l'Upov. Ce système protège aussi bien les obtenteurs de variétés et leurs investissements que les producteurs bénéficiant de variétés de qualité.

Des collaborations entre le secteur public et le secteur privé, telle que l'alliance Ecom-Cirad pour le caféier Arabica en Amérique centrale, sont du plus grand intérêt pour cette professionnalisation (Menendez-Yuffa *et al.*, 2010). Les producteurs bénéficieront, grâce à ce type d'alliances, des variétés améliorées dont ils ont tant besoin. ■

## Références

Akaffou DS, Ky CL, Barre P, Hamon S, Louarn J, Noiro M, 2003. Identification and mapping of a major gene (Ft1) involved in fructification time in the interspecific cross *Coffea pseudozanguebariae* x *C. liberica* var. Dewevrei : impact on caffeine content and seed weight. *Theoretical and Applied Genetics* 106 :1486-90. doi : 10.1007/s00122-003r-r1207-2

Anthony F, Couturon E, De Namur C, 1984. *Les caféiers sauvages du Cameroun. Résultats d'une mission de prospection effectuée par l'ORSTOM en 1983*. XI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café, Lomé (Togo). Paris : ASIC.

Bernardo R, Yu J, 2007. Prospects for genome wide selection for quantitative traits in maize. *Crop Science* 47 :1082-90. doi : 10.2135/cropsci2006.11.0690

Berthaud J, 1980. L'incompatibilité chez *Coffea canephora* : méthode de test et déterminisme génétique. *Café Cacao Thé* 24 : 267-74.

Berthaud J, 1985. Gene flow and population structure in *Coffea canephora* coffee populations

in Africa. In : Jacquart P, Heim G, Antonovics J, eds. *Genetic differentiation and dispersal in plants*. Nato Asi Series G, Ecological Sciences, 5. Berlin : Springer Verlag.

Berthaud J, 1986. *Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes*. Paris : Orstom éditions.

Berthaud J, Guillaumet JL, 1978. Les caféiers sauvages en Centrafrique. Résultats d'une mission de prospection (janvier-février 1975). *Café Cacao Thé* 22 : 171-87.

Bouharmont P, Awemo J, 1979. La sélection végétative du caféier Robusta au Cameroun. 1<sup>re</sup> partie : programme de sélection. *Café Cacao Thé* 33 : 227-54.

Braudeau J, Cambony HR, Capot J, Dublin P, Etasse C, Foury C, 1962. Les principes de la sélection des caféiers canéphoroïdes et libérioxcelsoïdes : leur application aux travaux des Centres de Recherches de l'Institut français du café et du cacao en Côte d'Ivoire, à Madagascar et en République centrafricaine. III. Les travaux de sélection à Madagascar. *Café Cacao Thé* 6 : 169-86.

Capot J, 1977. L'amélioration du caféier Robusta en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* 21 : 233-44.

Charmetant P, Leroy T, Bontems S, Delsol E, 1990. Evaluation d'hybrides de *Coffea canephora* produits en champs semenciers en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* 34 : 257-64.

Charrier A, Berthaud J, 1988. Principles and methods in coffee plant breeding : *Coffea canephora* Pierre. In : Clarke RJ, Macrae R, eds. *Coffee. Volume 4 : Agronomy*. London : Elsevier Applied Science.

Cramer PJS, 1957. *A review of literature of coffee research in Indonesia*. Turrialba (CRI) : SIC Editorial Interamerican Institute of Agricultural Sciences.

Cubry P, Musoli P, Legnaté H, Pot D, De Bellis F, Poncet V, *et al.*, 2008. Diversity in coffee assessed with SSR markers : structure of the genus *Coffea* and perspectives for breeding. *Genome* 51 : 50-63. doi : 10.1139/G09-037

Cubry P, 2008. *Structuration de la diversité génétique et analyse des patrons de déséquilibre de liaison de l'espèce Coffea canephora Pierre ex. Froehner*. Thèse de doctorat de l'université Montpellier II, Montpellier. <http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00365078/fr/>

Davis AP, Tosh J, Ruch N, Fay MF, 2011. Growing coffee : *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data ; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 167 : 357-77.

De Kochko A, Akaffou S, Andrade AC, Campa C, Crouzillat D, Guyot R, *et al.*, 2010. Advances in *Coffea* genomics. *Advances in Botanical Research* 53:23-63. doi:10.1016/S0065-2296(10)53002

De Namur C, Couturon E, Sita P, Anthony F, 1988. *Résultats d'une mission de prospection de caféiers sauvages au Congo*. XI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café, Montreux (CHE). Paris : ASIC.

Ducos JP, Labbe G, Lambot C, Pétiard V, 2007. Pilot scale process for the production of pre-germinated somatic embryos of selected robusta (*Coffea canephora*) clones. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant* 43 : 652-9. doi : 10.1007/s11627-007r-r9075-0

Dussert D, Lashermes P, Anthony F, Montagnon C, Trouslot P, Combes MC, *et al.*, 1999. Le caféier, *Coffea canephora*. In : Hamon P, Seguin M, Perrier X, Glaszmann JC, eds. *Diversité génétique des plantes tropicales cultivées*. Montpellier : Cirad éditions.

Ferrao RG, Da Fonseca AFA, Bragança SM, Ferrao MAG, De Muner LH, 2007a. *Café Conilon*. Vitoria (Brésil) : Incaper.

Ferrao RG, Da Fonseca AFA, Ferrao MAG, Bragança SM, Verdin Filho AC, Volpi PS, 2007b. Cultivares de Café Conilon. In : Ferrao RG, Da Fonseca AFA, Bragança SM, Ferrao MAG, De Muner LH, eds. *Café Conilon*. Vitoria (Brésil) : Incaper.

Ferrao MAG, Da Fonseca AFA, Ferrao RG, Barbosa WM, Souza EMR, 2009. Genetic divergence in conilon coffee revealed by RAPD markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 9 : 67-74.

Hill WG, 2010. Understanding and using quantitative genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society/Biological Sciences* 365 :73-85. doi : 10.1098/rstb.2009.0203

Lashermes P, Couturon E, Charrier A, 1994. Doubled haploids of *Coffea canephora* : development, fertility and agronomic characteristics. *Euphytica* 74 : 149-57. doi : 10.1007/BF00033781

Lashermes P, Couturon E, Moreau N, Paillard M, Louarn J, 1996. Inheritance and genetic mapping of self-incompatibility in *Coffea canephora* Pierre. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 458-62.

Lashermes P, Combes MC, Prakash NS, Trouslot P, Lorieux M, Charrier A, 2001. Genetic linkage map of *Coffea canephora* : effect of segregation distortion and analysis of recombination rate in male and female meioses. *Genome* 44 : 589-96.

Lashermes P, Andrade AC, Etienne H, 2008. Genomics of coffee one of the world's largest traded commodities. *Plant genetics and genomics : crops and models* 1 : 203-26. doi : 10.1007/978-0-387-71219-2\_9

Lashermes P, Combes MC, Dereeper A, Cenci A, 2012. Diversité et évolution des caféiers à la lumière de la génomique. *Cahiers Agricultures* 21 : 134-42. doi : 10.1684/agr.2012.0555

Lefebvre-Pautigny F, Wu F, Philippot M, Rigoreau M, Priyono, Zouine M, *et al.*, 2010. High resolution synteny maps allowing direct comparisons between the coffee and tomato genome. *Tree Genetics and genomes* , 6: 565-77. doi : 10.1007/s11295-010r-r0272-3

Le Pierres P, Charmetant A, Yapo T, Leroy, Couturon E, Bontems S, *et al.*, 1990. *Les caféiers sauvages de Côte d'Ivoire et de Guinée. Bilan des missions de prospection effectuées de 1984 à 1987*. XIII<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café, Paipa (COL). Paris : ASIC.

Leroy T, Montagnon C, Charrier A, Eskes AB, 1993. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. I. Characterization and evaluation of breeding populations and value of intergroup hybrids. *Euphytica* 67 : 113-25. doi : 10.1007/BF00022734

Leroy T, Montagnon C, Cilas C, Charrier A, Eskes AB, 1994. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. II. Estimation of genetic parameters. *Euphytica* 74 : 121-8. doi : 10.1007/BF00033776

Leroy T, Montagnon C, Cilas C, Yapo AB, Charmetant P, Eskes AB, 1997. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre.

- III. Genetic gains and results of first intergroup crosses. *Euphytica* 95 : 347-54. doi : 10.1023/A :1003074716379
- Leroy T, De Bellis B, Legnate H, Kanamura E, Gonzales G, Pereira LF, *et al.*, 2011. Improving quality of African Robustas : QTL for agronomic and quality related traits in *Coffea canephora*. *Tree Genetics and Genomes*, 7 : 781-98. doi :10.1007/s11295-011-r0374-6
- Menendez-Yuffa A, Barry-Etienne D, Bertrand B, Georget F, Etienne H, 2010. A comparative analysis of the development and quality of nursery plants derived from somatic embryogenesis and from seedlings for large-scale propagation of coffee (*Coffea arabica* L.). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 102 : 297-307. doi :10.1007/s11240-010r-r9734-4
- Meuwissen T, Hayes B, Goddard ME, 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157 : 1819-29.
- Montagnon C, 2000. *Optimisation des gains génétiques dans le schéma de sélection récurrente réciproque de Coffea canephora Pierre*. Thèse de doctorat, École nationale supérieure agronomique de Montpellier, Montpellier.
- Montagnon C, Leroy T, Yapo AB, 1992. *Étude complémentaire de la diversité génotypique et phénotypique des caféiers de l'espèce Coffea canephora en collection en Côte d'Ivoire*. XIV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café, San Francisco (USA). Paris : ASIC.
- Montagnon C, Leroy T, Yapo A, 1993. Caractérisation et évaluation de caféiers *Coffea canephora* prospectés dans des plantations de Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* 37 : 115-9.
- Montagnon C, Guyot B, Cilas C, Leroy T, 1998a. Genetic parameters of several biochemical compounds from green coffee, *Coffea canephora*. *Plant Breeding* 117 : 576-8.
- Montagnon C, Leroy T, Eskes AB, 1998b. Amélioration variétale de *Coffea canephora*. 1 : critères et méthodes de sélection. *Plantations, Recherche, Développement* 5 : 18-33.
- Montagnon C, Leroy T, Eskes AB, 1998c. Amélioration variétale de *Coffea canephora*. 2 : les programmes de sélection et leurs résultats. *Plantations, Recherche, Développement* 5 : 89-98.
- Montagnon C, Flori A, Cilas C, 2001. A new method to assess competition in coffee clonal trials with single-tree plots in Côte d'Ivoire. *Agronomy Journal* 93 : 227-31.
- Montagnon C, Flori A, Cilas C, 2003a. Transformation of a nonnormal distribution of quantitative traits for breeding purposes. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 8 : 344-55. doi :10.1198/1085711032200
- Montagnon C, Leroy T, Cilas C, Charrier A, 2003b. Heritability of *Coffea canephora* yield estimated from several mating designs. *Euphytica* 133 : 209-18. doi :10.1023/A :1025543805652
- Montagnon C, Leroy T, Cilas C, Legnaté H, Charrier A, 2008. Heterozygous genotypes are efficient testers for assessing between-population combining ability in the reciprocal recurrent selection of *Coffea canephora*. *Euphytica* 160 : 101-10. doi :10.1007/s10681-007r-r9561-9
- Musoli CP, Pinard F, Charrier A, Kangire A, Ten Hoopen GM, Kabole C, *et al.*, 2008. Spatial and temporal analysis of coffee wilt disease caused by *Fusarium xylarioides* in *Coffea canephora*. *European Journal of Plant Pathology* 122 : 451-60. doi : 10.1007/s10658-008r-r9310-5
- Musoli P, Cubry P, Aluka P, Billot C, Dufour M, De Bellis F, *et al.*, 2009. Genetic differentiation of wild and cultivated populations : diversity of *Coffea canephora* Pierre in Uganda. *Genome* 52 : 634-46. doi :10.1139/G09-037
- N'Diaye A, Noirot M, Hamon S, Poncet V, 2007. Genetic basis of species differentiation between *Coffea liberica* Hiern and *C. canephora* Pierre : analysis of an interspecific cross. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54 : 1011-21. doi : 10.1007/s10722-006r-r9195-0
- Paillard M, Lashermes P, Pétiard V, 1996. Construction of a molecular linkage map in coffee. *Theoretical and Applied Genetics* 93 : 41-7. doi : 10.1007/BF00225725
- Portères R, 1937. Étude sur les caféiers spontanés de la section Eucoffea. Leur répartition, leur habitat, leur mise en culture et leur sélection en Côte d'Ivoire. I Répartition et habitat. *Annales de l'Afrique Occidentale Française et Étrangère* 1 : 68-91.
- Prakash NS, Combes MC, Dussert S, Naveen S, Lashermes P, 2005. Analysis of genetic diversity in Indian robusta coffee gene pool (*Coffea canephora*) in comparison with a representative core collection using SSRs and AFLPs. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52 :333-343. doi :10.1007/s10722-003r-r2125-5
- Priyono, Florin B, Rigoreau M, Ducos JP, Sumirat U, Mawardi S, *et al.*, 2010. Somatic embryogenesis and vegetative cutting capacity are under distinct control in *Coffea canephora* Pierre. *Plant Cell Report* 29 : 343-57. doi : 10.1007/s00299-010-0825-9
- Rakotomalala JOE, Rakotomalala JJR, Rabemifara A, 1997. *The dispersal of seeds of canephoroïd coffee trees : An evil once again necessary in Madagascar*. XVII<sup>e</sup> Conférence ASIC, Nairobi (Kenya). Paris : ASIC.