

Etat des connaissances botaniques, cytogénétiques et biologiques sur la reproduction de l'ananas.

Chantal LOISON-CABOT*

STATE OF BOTANICAL, CYTOGENETIC AND BIOLOGICAL KNOWLEDGE ON PINEAPPLE REPRODUCTION.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Jul.-Aug. 1990, vol. 45, n° 4, p. 347-355.

ABSTRACT - A bibliographical synthesis completed by the author's personal studies reviews the various mechanisms which affect the reproduction of pineapple : floral biology, formation and functioning of gametes, self-incompatibility, development of embryos and features of the seeds. It precedes pineapple improvement programmes based on hybridisation techniques and introduces discussion of the role that sexual reproduction could play in the evolutionary process of the genus.

ETAT DES CONNAISSANCES BOTANIQUES, CYTOGENETIQUES ET BIOLOGIQUES SUR LA REPRODUCTION DE L'ANANAS.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Jul.-Aug. 1990, vol. 45, n° 4, p. 347-355.

RESUME - Cette synthèse bibliographique complétée par des études personnelles de l'auteur fait le point sur les différents mécanismes affectant la reproduction de l'ananas : biologie florale, formation et fonctionnalité des gamètes, système d'auto-incompatibilité, développement de l'embryon et particularités de la graine. Il est un préalable à la réalisation de programmes d'amélioration de l'ananas basés sur les techniques d'hybridation et introduit une réflexion sur le rôle que pourrait jouer la reproduction sexuée dans le processus évolutif du genre.

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

L'Ananas est une plante herbacée qui, adulte, peut mesurer 1,20 mètre de haut. Fréquemment assimilée à une plante pérenne, peut-être du fait de sa grande aptitude à la reproduction végétative, elle serait plutôt du type annuel puisque le plant lui-même ne fleurit qu'une seule fois.

Au stage végétatif, elle est formée par :

- une tige qui forme l'axe de la plante. Elle est courte, trapue et complètement cachée par l'ensemble du feuillage.
- des feuilles au nombre de 70 à 80 chez la majorité des variétés cultivées, longues, lancéolées et disposées en rosette sur la tige suivant une phyllotaxie 5/13,
- des racines adventives, soit souterraines, soit aériennes.

Au stade de production, la plante présente :

- une hampe fructifère ou pédoncule floral qui porte des bractées et prolonge la tige,
- un seul fruit supporté par cette hampe,

- une formation foliacée appelée couronne qui surmonte le fruit,

- des rejets de différents types émergeant à différents niveaux de la plante, dont le nombre et le stade de développement à l'époque de la maturité du fruit peuvent être influencés par les conditions écologiques.

NIVEAUX DE PLOIDIE ET COMPORTEMENTS MEIOTIQUES

Le Genre *Ananas* est diploïde, son nombre chromosomique de base est de 25 chromosomes (HEILBORN, 1921 ; COLLINS et KERNS, 1931 ; COLLINS, 1960 ; CAPINPIN and ROTOR, 1937 ; HERNANDEZ, 1954 ; SHARMA and GHOSH, 1971 ; BHOWMIK, 1977 ; SCHWENDIMAN, 1978 ; ANTONI, 1983 ; BOR-YAW-LIN *et al.*, 1987). Les chromosomes sont très petits (0,5 à 1,7 μ d'après SHARMA and GHOSH) et apparaissent en métaphase de mitose, sous forme d'unités ponctuelles sphériques.

Quelques clones triploïdes ont cependant été détectés par des travaux de cytogénétique menés par certains des auteurs cités.

* - IRFA/CIRAD - B.P. 5035 - 34032 MONTPELLIER CEDEX 01

Le premier étudié par HEILBORN aurait une origine naturelle. D'autres ont été induits lors de croisements contrôlés : COLLINS (1932) par exemple, rapporte avoir obtenu 6 triploïdes parmi environ 8 000 hybrides issus de croisements entre *A. comosus* et *A. ananassoïdes*. Utilisant comme marqueur le caractère à déterminisme connu de l'absence ou présence d'épines sur les feuilles, il conclut que ces triploïdes auraient pour origine l'union d'un gamète oeuf diploïde (absence de réduction hétérotypique) et d'un pollen normal haploïde, cas qui aurait déjà été trouvé pour la banane par CHEESMAN (1931).

Le plus décrit des triploïdes observés chez l'ananas est la variété Cabezona rattachée au cultivar Spanish de l'espèce *A. comosus* et sélectionnée à Porto Rico. Son origine est inconnue. Elle présente des plants et des fruits plus gros que ceux de la plupart des variétés diploïdes.

Plus récemment 3 triploïdes, probablement d'origine naturelle, ont été isolés. Le premier est connu sous le nom d'Ananas dos Indios et est originaire du Brésil (BORYAW-LIN *et al.*, 1987), les deux autres appelés respectivement Caicara et Monte Oscuro sont vénézuéliens (ANTONI, 1983). Ananas dos Indios et Caicara semblent plutôt apparentés à l'espèce *A. ananassoïdes* alors que Monte Oscuro est du type *A. comosus*. Tous présentent un fruit relativement plus gros que ceux caractéristiques de leur espèce respective.

L'Ananas dos Indios utilisé comme géniteur dans un programme d'hybridation inter-spécifique mené en Martinique s'avère auto et inter-stérile (M.L. CARDIN, communication personnelle), ce qui s'explique par son niveau de ploïdie 3n.

Certains clones tétraploïdes ont également été détectés dans des populations d'hybrides créés dans le cadre de programmes d'amélioration (COLLINS, 1960). Cependant la variété James Queen serait un tétraploïde naturel cultivé en Afrique du Sud (NYENHUIS, 1964).

Le genre *Pseudananas* est un tétraploïde naturel ($4N = 100$), il peut être croisé avec les espèces diploïdes du genre *Ananas*, cependant nous n'avons pas d'informations sur la fertilité de ces hybrides.

En général les méioses des individus diploïdes sont normales et permettent l'observation de 25 bivalents. Cependant BHOWMIK étudiant la formation du pollen chez deux variétés cultivées d'ananas, remarque en métaphase-I que certains de ces bivalents sont susceptibles de s'associer par groupes de 0 à 7, ces types d'associations secondaires pouvant varier en fonction des variétés étudiées. Il constate par ailleurs que l'anaphase-I serait à peu près normale, mais que, à la place des tétrades isobilatérales observées le plus fréquemment, des triades, des tétrades tétraédriques ou linéaires ou la formation de cellules de différentes tailles apparaissent de temps en temps. S'appuyant sur des travaux de SERRA (1968), il associe la présence d'associations secondaires (groupes de bivalents) lors de la première division de la méiose, à la possibilité d'une origine polyploïde du génome de l'ananas. Intégrant les résultats de SHARMA and GHOSH (1971) sur l'étude des caryotypes caractéristiques de deux espèces d'ananas et accréditant leurs conclusions, cet auteur conclut que la polyploïdie ainsi que des recombinaisons nombreuses entraînant des altérations de la struc-

ture des chromosomes auraient joué un rôle évolutif important pour la détermination des espèces d'ananas.

COLLINS cite par ailleurs la formation possible de diades et de grains de pollen géants dont l'origine n'est pas exactement connue. Etudiant le pollen de la variété triploïde Caicara, ANTONI évalue de 20 à 30 p. 100 le taux de grains de pollen avortés et parmi le pollen restant, viable, 20 p. 100 des cellules apparaissent de taille plus importante que le pollen normal et contiendraient un nombre diploïde de chromosomes.

L'observation de cellules oeuf non réduites et de grains de pollen géants à double stock chromosomique expliquerait la possibilité d'induction naturelle de certains cas de polyploïdie chez l'ananas, la triploïdie s'avérant relativement plus fréquente que la tétraploïdie.

LA BIOLOGIE FLORALE

L'inflorescence.

L'inflorescence (figure 1) de type «grappe» et plus exactement d'épi puisque les fleurs sont sessiles, se développe à partir du méristème terminal de la tige. Elle est constituée d'un ensemble de fleurs (parfois plus d'une centaine), disposées sur des spirales parallèles et contiguës, enroulées autour de l'axe central selon une phyllotaxie de 8/21 (OKIMOTO, 1948). Ces fleurs (figures 2 et 3) de 1 à 2 centimètres selon l'espèce et la variété considérée, sont hermaphrodites, de type trimère présentant une bractée florale, trois sépales, trois pétales d'un mauve plus ou moins accentué, six étamines introrses et bilobées et un pistil tri-carpellaire à ovaire infère. Les fleurs d'une même variété sont homomorphes, cependant selon les variétés on peut trouver des fleurs de type longistyles (Cayenne) ou brévistyles (Péroléra).

L'épanouissement des fleurs d'une même inflorescence s'effectue dans un sens acropète au long des spirales déjà évoquées. L'ouverture de la fleur individuelle a lieu tôt le matin et la fleur reste ouverte jusqu'à la tombée de la nuit, elle peut être alors considérée comme fanée. Un nombre limité de fleurs (souvent une seule) de chacune des spirales contiguës s'épanouissant chaque jour, il s'ensuit que la floraison de l'ensemble de l'inflorescence évolue de bas en haut sous forme d'un anneau de fleurs qui progresse chaque jour d'un niveau et se poursuit pendant plusieurs jours (photo 2).

Les ovules et le pollen produits sont souvent fonctionnels mais il existe chez certaines espèces du genre un système d'auto-incompatibilité qui limite les possibilités d'auto-fécondation.

L'ovule et sac embryonnaire (cf. RAO and WEE, 1979).

Dans l'ovaire à trois loges, les ovules en général anatropes et à 2 téguments (bien que 3 à 9 p. 100 d'entre eux puissent être orthotropes et ne présenter alors qu'un seul tégument), sont disposés en deux rangs sur l'axe du placenta et dans la partie supérieure des loges ovariennes. Le nombre moyen d'ovules par fleur pourrait être caractéristique de l'espèce. Les travaux de RAO et WEE portant sur certaines variétés de l'espèce cultivée et sur une des espèces sauvages,



Photo 1 - Apparition d'un polyploïde parmi la descendance hybride d'un croisement Cayenne x Péroléra.

en dénombrement de 8 à 28 par locule, soit de 24 à 84 par ovaire, les plus grands nombres d'ovules étant observés dans les fleurs de l'espèce sauvage.

Les ovules sont crassinucellés. Le développement du sac embryonnaire à partir de la cellule mère des mégaspores est du type polygonum. Il aboutit à une structure ovale de 8 noyaux.

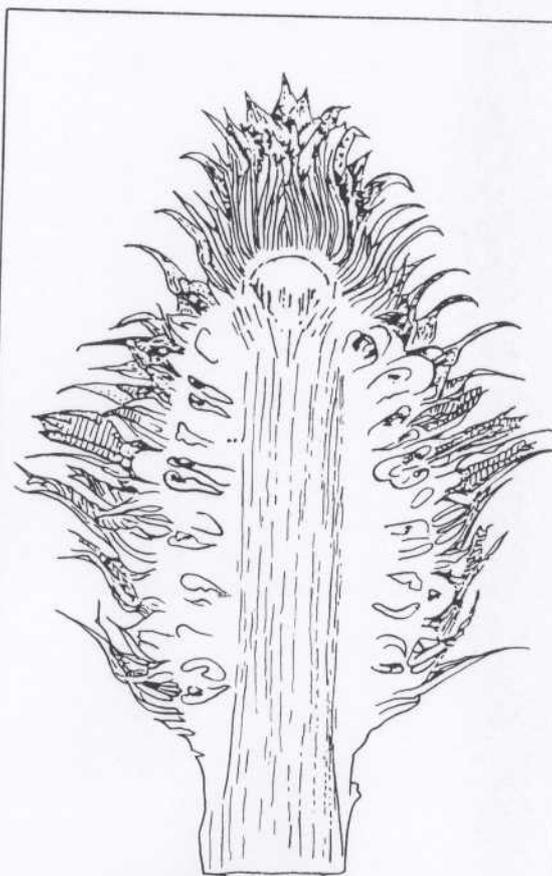


Fig. 1 • Coupe longitudinale d'une inflorescence (x1)
(d'après OKIMOTO, 1948)

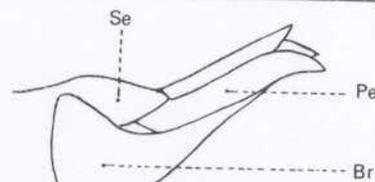


Fig. 2 • Détail d'une fleur (x 2)
Vue externe (d'après OKIMOTO, 1948).

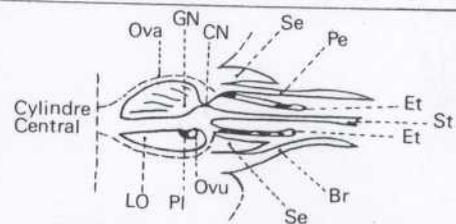


Fig. 3 • Coupe longitudinale d'une fleur (x 2).
(d'après OKIMOTO, 1948).

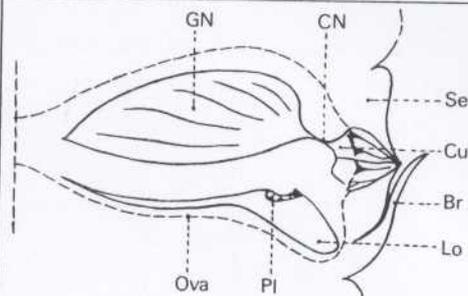


Fig. 4 • Coupe longitudinale d'un fruit individuel (x 2)
(d'après OKIMOTO, 1948).

Se = sépale, St = style, Pe = Pétale, PI = placenta, Br = bractée, GN = glande nectarifère, LO = loge ovarienne, Ova = ovaire, Et = étamine, Cu = cupule, Ovu = ovule.



Photo 2 - Inflorescence de l'ananas : la floraison évolue de bas en haut sous forme d'un anneau de fleur qui progresse chaque jour d'un niveau.

En l'absence de fécondation, l'ovule dépérirait sept jours après l'anthèse.

Le pollen et sa germination (cf. WEE and RAO, 1979 ; BHOWMIK, 1977).

Les tétrades formées à la suite des 2 divisions de la cellule mère du pollen sont en général du type isobilatéral, cependant quelques types tétraédraux peuvent être observés. La déhiscence de type longitudinal des anthères s'effectue sur la face adaxiale de chacun des 2 lobes, libérant du pollen binucléé. Celui-ci est ellipsoïde, biconvexe, à symétrie bilatérale. Il présente deux ouvertures situées aux pôles. L'exine est réticulée, cependant cette réticulation peut présenter des phénotypes différents d'une espèce à l'autre.

On observe une grande variabilité liée au génotype considéré et aux conditions de mesure (techniques, état physiologique des gamètes, facteurs climatiques) dans les taux de fertilité pollinique estimés par le pourcentage de pollen viable et le taux de germination du pollen (SCHWENDIMAN, 1978 ; BHOWMIK, 1979 ; NAYAR and LYLA, 1980 ; EVAIN, 1988 ; observations personnelles). La gamme de variation va de moins 5 p. 100 de pollen viable mesuré sur une variété cultivée (NAYAR and LYLA, 1980) à plus de 90 p. 100 pour certaines espèces sauvages (EVAIN, 1988 et observations personnelles). Le diamètre du grain de pollen a lui-même des dimensions variables d'une variété

à l'autre, il présente un diamètre moyen de 50 microns. Le pollen du cultivar Cayenne conserverait son aptitude à germer pendant 15 à 18 jours à partir de la déhiscence des anthères, dans la mesure où il est conservé dans un air sec et frais.

Le style est trilobé et creux, prolongé par trois canaux stylaires qui aboutissent dans la loge ovarienne directement au-dessus du placenta. Le tube pollinique après germination sur le stigmate, progression dans le style et passage dans le canal stylaire, atteindrait l'ovule qu'il pénètre par le micropyle. Les délais de fécondation de l'ovule à partir de la germination du grain de pollen sur le stigmate et la vitesse de croissance des tubes polliniques sont variables selon les variétés mères considérées. Ils iraient de deux heures (RAO and WEE, 1979) à 8 heures (KERNS, 1932 ; MAJUMDER *et al.*, 1964 ; BHOWMIK and BHAGABATI, 1975). Le style mesurant de 14 à 18 mm de long, la vitesse de croissance du tube pollinique qui varie également d'une variété à l'autre, s'évalue de près de 2 à plus de 8 mm par heure.

Le développement de l'albumen et de l'embryon (cf. RAO and WEE, 1979).

Le développement de l'albumen est du type hélobial. Il est achevé 28 à 30 jours après fécondation. Même en l'absence de fécondation WEE and RAO (1979) ont pu mettre en évidence une division des noyaux polaires en une dizaine de noyaux libres qui se répartissent à travers le sac embryonnaire puis dégèrent en même temps que l'ensemble de l'ovule.

Le zygote commence sa division en une cellule basale et une cellule terminale 10 jours après la fécondation. L'embryon allongé et légèrement courbé, muni d'un seul cotylédon, d'un point végétatif caulinaire latéral et d'une ébauche racinaire, mesure environ 1 mm de long sur 0.6 mm de large en fin de croissance. Il est situé obliquement à l'extrémité la plus effilée de la graine qui est mûre 120 à 130 jours après la fécondation.

Le système d'auto-incompatibilité.

L'autostérilité de l'ananas mise en évidence notamment au niveau de l'espèce cultivée a donné lieu à un certain nombre de recherches. Chacun des auteurs qui s'y est intéressé (BHOWMIK, 1975, 1982 ; KERNS *et al.*, 1932 ; MAJUMDER *et al.*, 1964 ; GORREZ, 1966 ; BREWBAKER and GORREZ, 1967 ; EVAIN, 1988) a peu à peu précisé le fonctionnement du système d'auto-incompatibilité impliqué dans l'expression de ce caractère.

Il ressort des travaux qui ont été ainsi rapportés, certaines observations générales qui suggèrent la mise en jeu d'un système d'incompatibilité gamétophytique. Ainsi :

- quel que soit le type de croisement compatible ou incompatible, le pollen germe sur le stigmate ;
- utilisant des techniques de fluorescence au bleu d'aniline pour marquage de tube pollinique dans le style après pollinisation *in vivo*, les auteurs constatent que dans le cas de croisements incompatibles, l'arrêt de croissance

du tube pollinique se situe dans le 1/3 supérieur du style, six heures après la pollinisation alors que le tube mesure environ 3 mm.

certaines croisements réciproques ne présentent pas les mêmes résultats, ceux-ci s'avérant incompatibles dans un sens et partiellement compatibles dans l'autre (KERNS, 1932 ; BHOWMIK, 1982 ; EVAÏN, 1988).

En fonction des résultats obtenus par chacun, le système préconisé semblerait sous la dépendance d'un seul gène ou de deux gènes à plusieurs allèles.

Notons enfin que SINGH and DUTTA (1964) auraient trouvé une stérilité mâle dans cinq variétés d'ananas.

La levée de l'incompatibilité.

L'auto-incompatibilité mise en évidence semble pouvoir être levée naturellement dans certaines conditions. Des comptages systématiques effectués à partir de plantations hawaïennes constituées de plants du même clone Cayenne auto-stérile et orientées vers une production destinée à la fabrication de conserves, ont permis de noter jusqu'à 0,1 p. 100 de plants fertiles produisant donc des fruits séminifères. Les taux en fait observés évoluent en fonction des années et des mois de récolte, traduisant un effet des conditions climatiques sur l'expression de ce mécanisme. Les auteurs de ces travaux suggèrent la possibilité de mutations des allèles d'incompatibilité présents dans certains grains de pollen aboutissant à des croisements intra-clone compatibles.

Des manipulations de levée de l'auto-incompatibilité artificielle ont été entreprises par certaines équipes ;

- BHOWMIK and BHAGABATI (1975) démontrent l'inefficacité de techniques telles que la pollinisation de boutons floraux, la greffe de styles de variétés compatibles et l'utilisation d'effet mentor par croisement intra-variété (soit intra-clone). Ils parviennent cependant à lever l'inhibition de la croissance du tube de l'auto-pollen dans le style d'une certaine variété par des pulvérisations d' α -ANA sur l'inflorescence. Le taux de germination des graines obtenu est relativement faible (14,28 p. 100). Par ailleurs les plantules n'évoluent pas au-delà du stade des 4-5 feuilles.

- SUBRAMANIAN *et al.*, (1981) parviennent à surmonter l'auto-incompatibilité en irradiant préalablement le pollen utilisé. Le nombre de graines obtenu est modeste (13 graines sur 46 fleurs traitées) et la germination réduite mais certaines des plantules obtenues sont potentiellement viables.

Dans ces deux cas la levée de l'incompatibilité est attribuée à la mutation d'allèles S intervenant dans le système d'incompatibilité supposé.

LE DEVELOPPEMENT DU FRUIT

(cf. PY *et al.*, 1984).

Le développement du fruit de l'ananas s'effectue indépendamment de la réussite de la fécondation.

Après floraison, le style, les étamines et les pétales se dessèchent et restent en place. Les fruits individuels issus de chacune des fleurs de l'inflorescence, se forment principalement à partir de la prolifération parthénocarpique des tissus de l'ovaire (figures 3 et 4). La fusion de ces fruits donne le fruit composé consommé. La peau rigide est composée de l'évolution post-floraison des tissus des sépales et des bractées ainsi que de l'extrémité des ovaires (figures 5 et 6).

L'axe de l'inflorescence dont l'apex redifférencie des structures végétatives (la couronne) après la phase florale, forme le « coeur » du fruit.

LA REPRODUCTION DE L'ANANAS

La multiplication végétative.

L'ananas est une plante à reproduction végétative très développée dans les conditions naturelles. Les rejets qui assurent cette multiplication après dépérissement du plant mère sont capables de conserver leur aptitude à produire un nouveau plant pendant plusieurs mois dans des conditions difficiles (sécheresse notamment). Ils peuvent assurer la production d'une descendance végétative, soit en restant liés au plant mère dont ils sont issus (multiplication naturelle), soit en étant détachés de ce plant mère. Cette caractéristique de la plante a largement contribué à sa diffusion dans toutes les parties du monde et est à la base des systèmes cultureux élaborés pour l'exploitation des espèces cultivées du genre (consommation du fruit, exploitation des fibres ou variétés ornementales).

La reproduction sexuée.

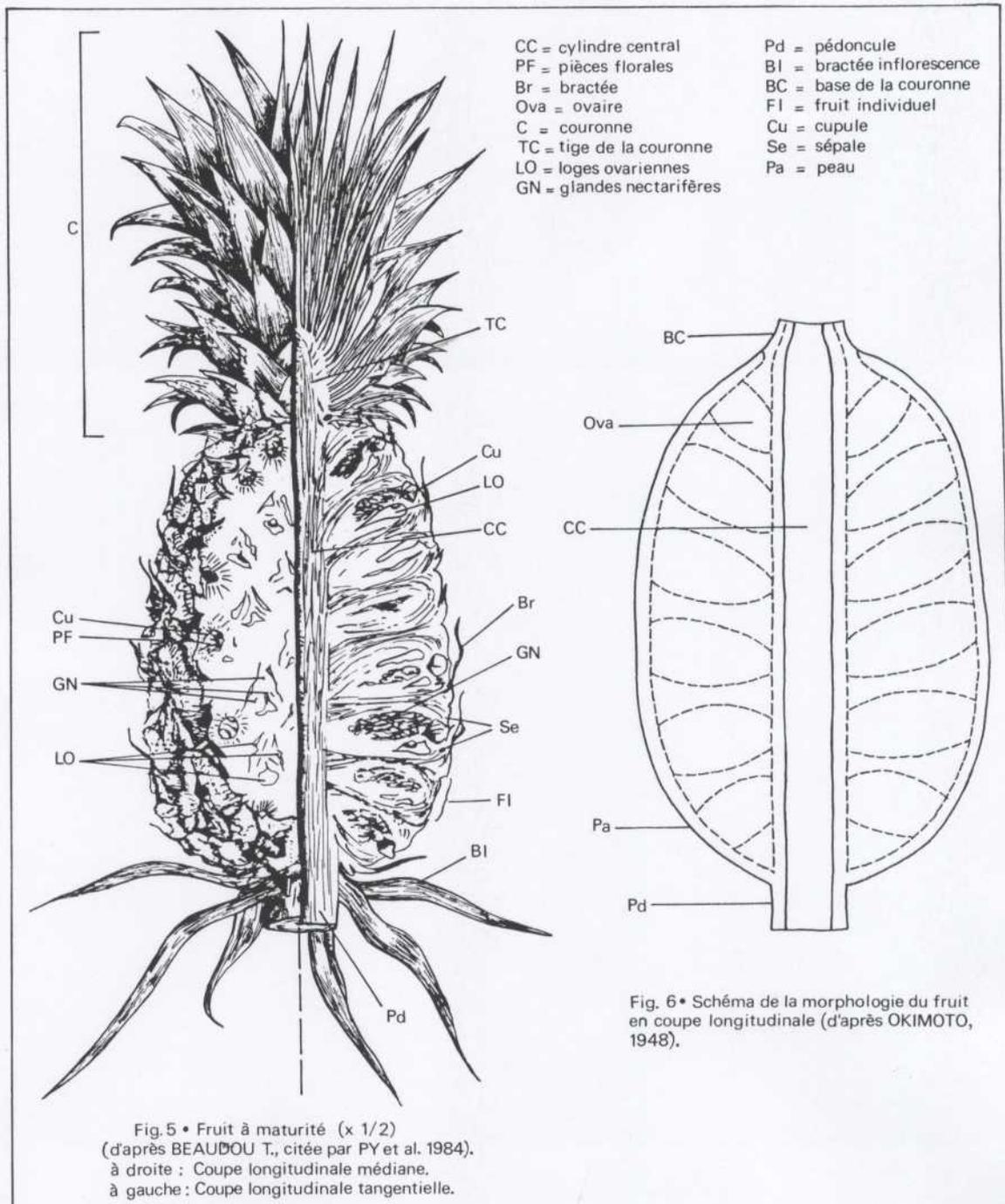
● Mise en évidence.

Bien qu'ils soient rares, les inter-croisements réalisés par la plante dans certaines conditions naturelles existent. Cela a été vérifié par nous-même lors de la découverte de fruits à graines à l'occasion de prospections réalisées en Amazonie vénézuélienne puis confirmé par l'analyse de fruits laissés en fécondation libre dans nos collections de Côte d'Ivoire et de Martinique. Dès lors il apparaît que la reproduction sexuée de l'ananas est véritablement fonctionnelle et probablement utilisée ponctuellement par la plante pour son processus évolutif.

Contrairement à certains travaux qui préconisent que seule l'espèce consommée est auto-stérile (COLLINS, 1960), il semblerait que l'allogamie soit assez répandue dans le genre (M.L. CARDIN, communication personnelle ; EVAÏN, 1988). Cependant le système d'auto-incompatibilité semble ne pas fonctionner chez certaines espèces et variétés trouvées auto-fertiles. Insectes et oiseaux sont les agents probables des pollinisations croisées. Les hybrides issus de ces croisements sont en général fertiles.

● La graine et la germination (d'après MILES THOMAS and HOLMES, et observations personnelles).

Lors de croisements compatibles, les graines formées se répartissent dans le fruit, au niveau des vestiges des cavités florales, sous l'écorce formée par les tissus lignifiés des



restes des sépales et bractées.

Les graines produites ont des phénotypes particuliers selon leur origine maternelle ; leur dimensions, leur couleur et leur remplissage peuvent en effet varier selon la variété. Elles sont dures, allongées, relativement aplaties sur une face et bombées sur l'autre. Elles mesurent environ 5 mm de long sur 2 mm de large et sont arrondies à une extrémité et pointues à l'autre, celle où est localisée l'embryon. Le tégument de couleur brune est coriace et strié de fines rainures longitudinales. Les graines sont en général

viables bien que leur pouvoir germinatif diminue sensiblement au bout de quelques mois.

Leur germination de type hypogée est longue (4 à 6 semaines) et aléatoire car soumise à des facteurs externes déterminés (température, humidité, conditions phytosanitaires). Les conditions optimum permettant cette germination correspondent à une température de 22 à 24°C et des taux d'hygrométrie saturants favorisant l'inhibition de la graine. La germination est alors amorcée par le déchirement du tégument du côté de l'extrémité pointue de la graine et



Photo 3 - Multiplication végétative : développement d'un rejet après récolte du fruit.

suivie par la sortie de la radicule. La croissance de la radicule se poursuit en s'orientant vers le substrat de germination tandis que de petites feuilles vertes se développent à leur tour à partir d'une tigelle très réduite. Le cotylédon reste inclus dans le tégument séminal. Par la suite le nombre et la taille des feuilles augmentent alors que la tige reste tassée avec des entrenœuds courts. La première racine émise est simultanément doublée par de nouvelles racines adventives; il ne demeure pas en général de racine principale (figure 7).

Les plantules obtenues à partir de ces germinations sont fragiles et craignent ensoleillement et humidité excessifs. Les plants d'origine sexuée peuvent fructifier en 30 à 36 mois.

- Dormance et conservation de la graine (d'après observations personnelles).

Peu de travaux ont été entrepris pour étudier les conditions optimums de conservation de la graine chez les espèces d'ananas. Cependant, dans le contexte d'une reproduction sexuée active qui pourrait expliquer certains mécanismes d'évolution qui agissent au sein du genre, ce facteur pourrait jouer un rôle important dans le contrôle du taux de plantules sexuées se développant à partir des graines issues des inter-croisements naturels.

Des travaux d'hybridations contrôlées ont permis de noter qu'il n'existait apparemment pas de dormance chez les

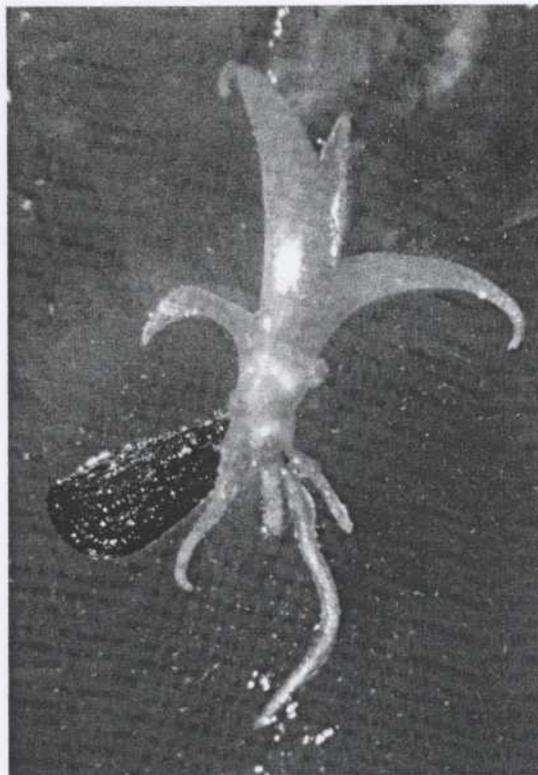


Photo 4 - Reproduction sexuée : germination d'une graine en condition contrôlée.

graines d'ananas. Ces résultats ont été confirmés par des tests de germination effectués sur des lots de graines issues de fécondation libre d'inflorescences de diverses espèces entretenues en collection aussi bien en Côte d'Ivoire (travaux personnels) qu'en Martinique (CARDIN, communication personnelle).

La conservation de la graine semble cependant difficile. Les techniques utilisées actuellement consistent en une désinfection rapide des graines au chlorure mercurique dès leur prélèvement sur le fruit mûr suivi d'un séchage sur papier filtre dans un endroit ombragé et à température extérieure ambiante (28 à 30°). Après séchage, les graines sont conservées à l'obscurité, en atmosphère climatisée (24°). Aucune mesure du taux d'humidité résiduel de la graine stockée n'a été faite ; par contre la conservation de certains lots à plus basse température dans un réfrigérateur n'a pas permis d'améliorer la durée de vie de la graine que nous évaluons actuellement à moins de 6 mois. Il ressort de ces observations que la nature même de cette graine, de type orthodoxe ou récalcitrant, est encore inconnue.

Cependant l'absence de dormance, une durée de vie de moins de six mois dans les conditions de conservation utilisées, la longueur relative du cycle sexué (environ 3 ans pour parvenir à la production de fruit) et la distribution de cette plante dans la zone inter-tropicale, pourraient être des arguments en faveur du caractère récalcitrant de la graine que l'on observe chez de nombreuses autres espèces

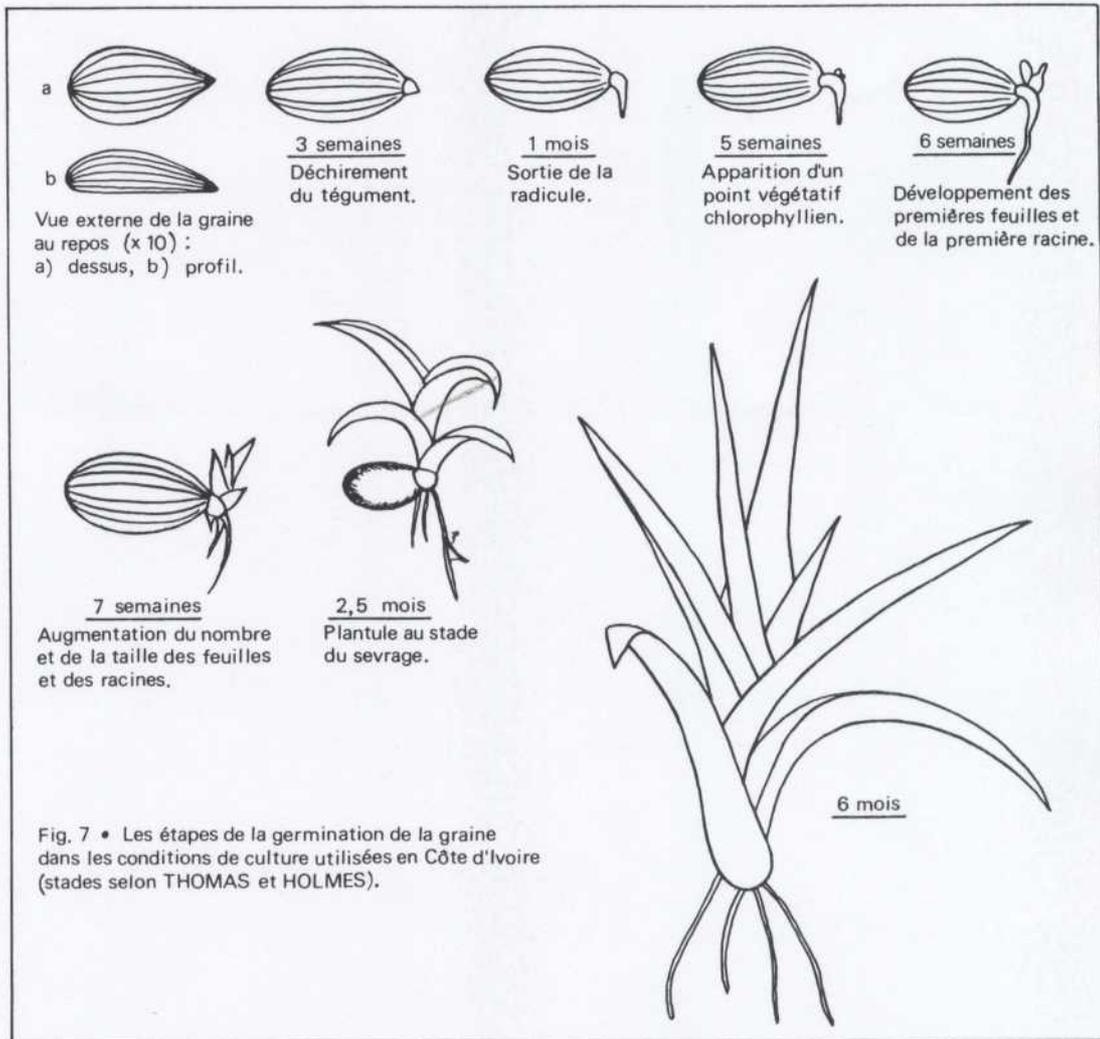


Fig. 7 • Les étapes de la germination de la graine dans les conditions de culture utilisées en Côte d'Ivoire (stades selon THOMAS et HOLMES).

de fruits tropicaux (Citrus, mangoustan, mangue, rambutan, cacao, café, cocotier, etc.) (CHIN, 1978). En fait des expérimentations précises tendant à vérifier le comportement de cette graine à l'issue d'une dessiccation contrôlée, suivie d'une conservation à basse température et en atmosphère de faible degré hygrométrique, manquent.

L'importance que peut avoir ce problème de conservation des graines dans le contexte de collectes, de banque de gène et d'échange de semences hybrides devrait motiver certaines études précises tendant à améliorer le contrôle du pouvoir germinatif des graines d'ananas.

Conclusions sur le processus évolutif.

Une durée de vie des graines apparemment réduite, une

germination relativement longue et délicate, la vulnérabilité des plantules obtenues et la longueur du cycle sexué de l'ananas, sembleraient autant de facteurs limitant la reproduction par graines du genre qui compense cet handicap par une reproduction végétative active.

Cependant les croisements entre variétés différentes sont parfois très fertiles (plusieurs centaines de graines par inflorescence). Ainsi le nombre de graines qui statistiquement peut permettre le développement d'un nouveau génotype par germination naturelle et évolution de la plantule vers un plant adulte, bien qu'excessivement réduit, est non nul. Les plantes d'origine sexuée ainsi obtenues présentent paradoxalement une forte probabilité de survie et de conquête de nouveaux écotypes par l'intermédiaire de cette multiplication asexuée très développée.

BIBLIOGRAPHIE

ANTONI (M.J.). 1983.
Taxonomy and cytogenetics of pineapple.
Thesis, Univ. Florida, 78 p.

BHOWMIK (G.). 1977.
Meiosis in two varieties of pineapple.
Ind. J. Genetics and Plant Breeding, 37, 1, 1-4.

BHOWMIK (G.). 1979.
Selection of male parents on the basis of male gametophyte for pineapple breeding.
Ind. J. Agric. Sci., 50, 10, 753-756.

BHOWMIK (G.). 1982.
Self incompatibility in pineapple.
Ind. J. Genet., 42, 345-347.

- BHOWMIK (G.) and BHAGABATI (A.). 1975.
Self-incompatibility studies in pineapple (*Ananas comosus* L.).
Ind. Agric., 19 (2), 259-265.
- BOR YAW LIN, RITSCHER (P.S.) y FERREIRA (F.R.). 1987.
Número cromosómico de exemplares da família Bromeliaceae.
Rev. Bras. Fruticult., 9 (2), 49-56.
- BREWBAKER (J.L.) and GORREZ (D.D.). 1967.
Genetics of self-incompatibility in the monocot genera, *Ananas* (pineapple) and *Gasteria*.
Amer. J. Bot., 54 (5), 611-616.
- CABOT (Chantal). 1979.
Synthèse génétique.
Doc. Int. IRFA RA 79, nº 135.
- CABOT (Chantal). 1982.
Synthèse génétique.
Doc. Int. IRFA RA 82, nº 17.
- CABOT (Chantal). 1988.
Amélioration génétique de l'ananas : exemple de création variétale, analyse des ressources génétiques disponibles.
Thèse Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.
- CAPINPIN (J.M.) and ROTOR (G.B.). 1937.
A cytological and morphogenetic study of some pineapple varieties and their mutant and hybrid derivatives.
The Philippines Agriculturist, 26 (2), 139-158.
- CARDIN (M.L.). 1988.
Communication personnelle.
- CHIN (H.F.). 1978.
Production and storage of recalcitrant seeds in the tropics.
Acta Horticulturae, 83, 17-21.
- COLLINS (J.L.). 1933.
Morphological and cytological characteristics of triploid pineapples.
Cytologia, 4, 248-256.
- COLLINS (J.L.). 1960.
The pineapple, botany, cultivation and utilization.
Leonard Hill Ltd London, 294 p.
- COLLINS (J.L.) and KERNS (K.R.). 1931.
Genetic studies of the pineapple. A preliminary report upon the chromosome number and meiosis in pineapple varieties (*Ananas sativus* L.) and in *Bromelia pinguin*.
J. Heredity, 22, 139-142.
- DALLDORF (E.R.). 1979.
Morphology of the pineapple fruitlet. A.5
Farming in South Africa.
- EVAIN (D.). 1988.
Nouvelles données sur l'incompatibilité chez le genre *Ananas*.
DAA ENSA Toulouse, 43 p.
- GORREZ (D.D.). 1966.
Genetic studies of self-incompatibility in pineapple.
Thesis, University of Hawai, 50 p.
- HEILBORN (O.). 1921.
Notes on the cytology of *Ananas sativus* Lindl. The origin of its parthenocarpy.
Ark. Bot., 17 (11), 1-7.
- HERNANDEZ (A.R.) de, 1954.
Relationship between chromosome number and stomata size in certain pineapple varieties.
J. Agr. Univ. Puerto Rico, 38, 199-204.
- IYER (C.P.A.), SINGH (R.) and SUBRAMANIAN (M.D.). 1978.
A simple method for rapid germination of pineapple seeds.
Scientia Horticulturae, 8, 39-41.
- KERNS (K.R.). 1932.
Concerning the growth of pollen tubes in pistils of Cayenne flowers.
Pineapple Quarterly, 2 (4), 133-137.
- KERNS (K.R.) and COLLINS (J.L.). 1947.
Chimeras in pineapple. Colchicine induced tetraploids and diploid-tetraploids in the Cayenne variety.
J. Hered., 32, 322-330.
- MAJUMDER (S.K.), KERNS (K.R.), BREWBAKER (J.L.) and JOHANNESSEN (G.A.). 1964.
Assessing self incompatibility in pineapple by a pollen fluorescence technique.
Proc. of ASHS 84, 217-223.
- MARCHANT (C.J.). 1968.
Chromosomes evolution in the Bromeliaceae.
Kew Bulletin, 21, 161-168.
- MILES THOMAS (E.N.) and HOLMES (L.E.). non daté.
The development and structure of the seedling and young plant of the pineapple (*Ananas sativus*).
The seedling and young plant of the pineapple, 199-226.
- NAYAR (N.K.) and VALSAMMA MATHEW LYLA (K.R.). 1980.
Varietal variations on pollen size and fertility in pineapple (*Ananas comosus* L. Merr.).
Pineapple Research Centre, Kerala Agric. Univ.
- NETTANCOURT (D.) de, 1977.
Incompatibility in Angiosperms.
Ed. Springer Verlag, Berlin.
- NYENHUIS (E.M.). 1964.
James Queen, a new pineapple variety.
Farming in South Africa, 40 (8), 54-56.
- OKIMOTO (M.C.). 1948.
Anatomy and histology of the pineapple inflorescence and fruit.
Bot. Gaz., 110, 217-231.
- PY (C.). 1973.
Rapport sur les travaux de génétique du Dr Ramirez, Porto Rico.
Note interne.
- PY (C.), LACOEUILHE (J.J.) et TEISSON (C.). 1984.
L'ananas, sa culture, ses produits.
Ed. Maisonneuve et Larose, Techniques Agricoles et Productions Tropicales, 562 p.
- RAO (A.N.) and WEE (Y.C.). 1979.
Embryology of the pineapple *Ananas comosus* L. Merr.
New Phytol., 83, 485-497.
- SCHWENDIMAN (J.). 1978.
Premières études sur ananas.
Lab. Cytogénétique GERDAT, 5 p.
- SERRA (J.A.). 1968.
Modern Genetics.
Academie Press, London, vol. 3.
- SHARMA (A.K.) and GHOSH (T.). 1971.
Cytotaxonomy of the Family Bromeliaceae.
Cytologia, 36, 237-247.
- SINGH (H.) and DUTTA (S.K.). 1964.
Observation of male sterility in some varieties of *Ananas comosus*.
Abstr. of papers from the 10th. Int. Bot. Cong. Edinburgh, 518.
- SINGH (R.) and IYER (C.P.A.). 1974.
Chemical mutagenesis in pineapple (*Ananas comosus* L. Merr.)
Proc. XIX Int. Hort. Cong., 108.
- SUBRAMANIAN (N.), IYER (C.P.A.) and RAJENDRA SINGH, 1981.
Surmounting self-incompatibility in pineapple (*Ananas comosus* L.) with pollen irradiation.
Ind. J. Hort., Sept.-Dec. 38 (3-4).
- WEE (Y.C.) and RAO (A.N.). 1979.
Ananas pollen germination.
Grana, 18, 33-39.

ESTADO DE LOS CONOCIMIENTOS BOTANICOS, CITOGENETICOS Y BIOLÓGICOS SOBRE LA REPRODUCCION DE LA PINA.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Jul.-aug. 1990, vol. 45, nº 4, p. 347-355.

RESUMEN - Esta síntesis bibliográfica completada por estudios personales del autor pasa en revista los diferentes mecanismos que afectan a la reproducción de la piña : biología floral, formación y funcionalidad de los gametos, sistema de autoincompatibilidad, desarrollo del embrión y particularidades de la semilla. Es un trabajo previo a la realización de programas de mejora de la piña basados en las técnicas de hibridación e introduce una reflexión sobre el papel que podría desempeñar la reproducción sexual en el proceso evolutivo del género.