

Caractérisation, origine et validité des groupes définis dans l'espèce *Ananas comosus*.

Chantal LOISON-CABOT*

THE CHARACTERISATION, ORIGIN AND VALIDITY OF THE GROUPS DEFINED IN THE SPECIES *ANANAS COMOSUS*.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Nov.-Dec. 1990, vol. 45, n° 6, p. 559-575.

ABSTRACT - An in-depth comparative study of the representative clones of the 5 groups of *A. comosus* defined was undertaken by IRFA. The work was on the determination of the phenotypic (by morphological analysis) and genotypic (by the analysis of enzymatic markers) characteristics of these clones conserved in a collection. The variability observed was compared with that detectable in the forms collected in various Venezuelan ecotypes, the natural multiplication zones of the plant. The synthesis of the results obtained makes it possible to specify the origin of the main cultivars used today and the validity of the classification groups proposed for them.

CARACTERISATION, ORIGINE ET VALIDITE DES GROUPES DEFINIS DANS L'ESPECE *ANANAS COMOSUS*.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Nov.-Dec. 1990, vol. 45, n° 6, p. 559-575.

RESUME - Une étude comparative approfondie de clones représentatifs des 5 groupes définis dans l'espèce *A. comosus* a été entreprise par l'IRFA. Ces travaux ont porté sur la détermination de caractéristiques phénotypiques (par analyse morphologique) et génotypique (par analyse de marqueurs enzymatiques) de ces clones entretenus en collection. La variabilité ainsi révélée a été confrontée à celle qui est décelable à partir de formes collectées dans divers écotypes vénézuéliens, zones de multiplication naturelle de la plante. La synthèse des résultats obtenus permet de préciser l'origine des principaux cultivars exploités aujourd'hui et la validité des groupes qui ont été proposés pour leur classification.

MOTS CLES : *Ananas* (genre) ; *Ananas comosus* ; caractérisation ; distribution naturelle ; variabilité.

Faisant suite à certaines tentatives d'identification et de description des variétés d'ananas cultivées (COLLINS, 1960 ; LEAL et ANTONY, 1980), un regroupement des cultivars en 5 classes portant chacune le nom du cultivar le plus représentatif de la classe semble être accepté (PY, LACOEUILHE et TEISSON, 1984), au sein de l'espèce *Ananas comosus*, seule espèce cultivée pour la consommation du fruit, dans le genre *Ananas*.

Alors que leur origine géographique n'est pratiquement pas connue, les zones d'exploitation de certains de ces cultivars sont très bien identifiées et localisées :

ceux du groupe **Queen** en Afrique du Sud, Australie, Réunion, Malaisie ;

ceux du groupe **Spanish** dans la zone des Caraïbes et en Malaisie ;

ceux du groupe **Pernambuco** au Brésil, Vénézuéla, Amérique centrale et Afrique occidentale ;

ceux du groupe **Mordilona** en Equateur, Colombie, Pérou, Vénézuéla et Amérique centrale.

Par contre ceux du groupe **Cayenne**, très nombreux et très répandus, sont cultivés dans toute la zone inter-tropicale du globe.

Des représentants de chacun de ces groupes, rattachés soit à des cultivars largement exploités, soit à des clones d'origines diverses, figurant dans les collections IRFA, une étude approfondie a été entreprise pour les caractériser et les identifier à partir de la variabilité globale repré-

* - IRFA/CIRAD - B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex 01.

sentée. Deux voies ont été abordées, l'une à partir de l'analyse des critères phénotypiques (LOISON-CABOT, 1988), l'autre par l'étude de marqueurs biochimiques (GARCIA, 1988). La confrontation des résultats obtenus permet d'avancer quelques hypothèses quant à l'origine des types entretenus en collection et à leur représentativité de l'ensemble de l'espèce *A. comosus*.

CARACTERISATION DES GROUPES PAR ANALYSE DES CRITERES PHENOTYPIQUES

Contrôle de l'influence de l'environnement sur l'expression des clones.

- Clones étudiés et descripteurs utilisés.

Les données qui ont été analysées, ont été collectées à partir d'observations réalisées sur les clones de la collection entretenue sur la station IRFA d'Anguédedou, dans les conditions tropicales humides de la Basse Côte d'Ivoire caractérisées par une petite et une grande saison sèche et une petite et une grande saison humide. Elles portent sur l'analyse des fruits en laboratoire.

Suivant le dispositif de plantation de la collection, une récolte de fruits est effectuée tous les 5 mois. Ces récoltes portent sur les 20 fruits de la parcelle élémentaire constituant l'unité de plantation périodique, cependant seulement 10 d'entre eux, pris au hasard parmi la production groupée du clone, sont analysés en laboratoire à chaque date de récolte et ont donc été intégrés dans les études qui vont suivre.

Sept dates de plantation ont été considérées, elles s'échelonnent de décembre 1982 à juin 1985. Les descripteurs utilisés pour les analyses des fruits à la récolte sont des variables de type qualitatif ou quantitatif (tableau 1).

- Variabilité au sein de l'espèce *A. comosus* et effets de l'environnement sur l'expression des clones.

De nombreux travaux d'agronomie réalisés à ce jour ont mis en évidence une forte incidence des conditions climatiques sur certaines composantes du rendement chez l'ananas cultivé. Pluviosité, température et rayonnement, luminosité et photopériodisme sont autant de facteurs qui ont été étudiés vis-à-vis de leur action sur les diverses phases du développement du cultivar le plus exploité, le **Cayenne** (MALEZIEUX, 1988). Des comparaisons variétales effectuées sur les clones Cayenne et Péroléra ont également souligné l'effet des conditions d'environnement sur l'expression de certains caractères de la variété Péroléra.

On a voulu vérifier, en préalable à la caractérisation des groupes, si ces résultats étaient extrapolables aux autres cultivars de l'espèce *A. comosus*, et si ces groupes s'avéraient homogènes.

Les données disponibles ont été traitées par des **analyses de variances**, les deux sources de variation considérées étant constituées par le facteur **clone** et le facteur **date de plantation**. On a admis que le facteur **date de plantation** traduisait plus particulièrement les effets d'environnement

aux conditions climatiques du fait des éléments suivants :

- les parcelles d'études sont homogènes car relativement proches ;
- le matériel végétal planté est équivalent pour chaque clone ;
- les traitements (engrais et pesticides) étant les mêmes sur toutes ces parcelles, l'alimentation minérale des plants et la pression parasitaire existante sont supposées représenter également une constante. Il peut cependant y avoir une interaction entre ces composantes et le clone.
- Analyses de variances.

Deux types d'analyses ont été effectuées :

- l'une porte sur l'analyse de certains clones de 4 des principaux groupes d'*A. comosus*, tous confondus. Elle se propose de mettre en évidence l'existence d'une variabilité au sein de l'espèce. Pour chacun des groupes on a retenu les clones suivants :

Groupe **Cayenne** : CI 9, HA 10, MR 11, GU 2, GU 25, GU 32, CI 26 ;

Groupe **Pernambuco** : GU 60, GU 39, GU 101 ;

Groupe **Queen** : GU 38, GU 44, GU 76, GU 87 ;

Groupe **Spanish** : GU 23, GU 47, GU 85.

- la seconde étudie la variabilité existant à l'intérieur de chacun des groupes (de cultivars/clones) pris individuellement. Les clones retenus dans ce cas sont :

Groupe **Cayenne** : CI 9, HA 10, MR 11, KE 15, GU 2, GU 25, GU 32, CI 26 ;

Groupe **Pernambuco** : GU 60, GU 82, GU 101, GU 121 ;

Groupe **Queen** : GU 38, GU 44, GU 76, GU 87 ;

Groupe **Spanish** : GU 49, GU 85, GU 96, CI 13.

Le modèle d'analyse de variances utilisé dans l'un et l'autre cas est le **modèle croisé à deux critères de classification**. Les valeurs considérées pour chacune des variables correspondent à la **moyenne des dix individus analysés par clone et par date de plantation**.

- Les résultats des analyses de variances.

La valeur des F calculés permet de rejeter très nettement et globalement les hypothèses nulles d'égalité des moyennes calculées pour une variable donnée selon les facteurs **clone** ou **date de plantation**, considérées au seuil de 1/1000. Il existe donc des différences hautement significatives entre, d'une part, les effets génotypiques et d'autre part, les effets d'environnement, traduites en partie par les différentes dates de plantation étudiées.

La part de variance expliquée par chacun des facteurs considérés a été estimée. Elle est représentée par les schémas triangulaires de la figure 1.

A partir de l'analyse de l'ensemble des cultivars/clones, tous confondus, appartenant aux divers groupes d'*A. comosus* (fig. 1 a) on constate que :

TABLEAU 1 - Variables étudiées pour l'analyse des clones de collection, dans le but de caractériser les cultivars d'*A. comosus*.

Description du fruit.

• variables quantitatives

PDFRU	poids du fruit sans couronne (g)
HTFRU	hauteur du fruit sans couronne (cm)
DSFRU	diamètre supérieur du fruit (mm)
DIFRU	diamètre inférieur du fruit (mm)
INCYL	indice de cylindricité = DSFRU/DIFRU
NYEUX	nombre d'yeux sur une spirale du fruit

• variables qualitatives

FR/PL	rapport volume du fruit/développement du plant
VERSE	tendance du pédoncule à verser
FOFRU	forme du fruit
COLEX	coloration extérieure du fruit
HOCOL	homogénéité de coloration du fruit
RESPI	régularité des spirales du fruit
SESP	sens (gauche ou droite) de la plus longue spirale
LIEGE	présence de liège sur le fruit
CRAQU	présence de craquelures sur le fruit
PRYEU	profil des yeux
SUYEU	surface des yeux

Qualité du fruit.

• variables quantitatives

DCOEU	diamètre du coeur (mm)
TNOIR	nombre de taches noires (maladie fongique)
EXSEC	extrait sec (indice réfractométrique)
ACTIT	Acidité titrable (meq/ml de jus)
ACASC	acide ascorbique ($\mu\text{g}/\text{ml}$ de jus)

• variables qualitatives

HOMAT	homogénéité de maturation
COLIN	coloration de la chair
TRANS	translucidité de la chair
REMP	remplissage du fruit
FERME	fragilité du fruit
FLOTT	flottaison du fruit lorsqu'immérgé dans de l'eau (traduit la densité)
GRAIN	présence de graines en fécondation libre

Production végétative.

• variables quantitatives

I.T.R.	intervalle en jours entre la date du traitement d'induction florale et la date de récolte
PDCOU	poids total des couronnes (g)
NCOUR	nombre de couronnes
NBULB	nombre de bulbilles
PDBUL	poids total des bulbilles (g)
HPEDO	hauteur du pédoncule (cm)
DPEDO	diamètre du pédoncule (mm)
NREJT	nombre de rejets récoltables en 6 mois
PDREJ	poids total de ces rejets

- l'ensemble des génotypes montre une forte variabilité au niveau des variables responsables de la production (hauteur et diamètre moyen du fruit, nombre d'yeux, diamètre du coeur et poids de couronne), et de la teneur en sucre du fruit ;

- les variables taux d'acide ascorbique, intervalle entre le traitement d'induction florale et la récolte et le nombre de taches noires, ne semblent pas très bien contrôlés par les deux facteurs considérés.

A partir des analyses individuelles de chacun des groupes

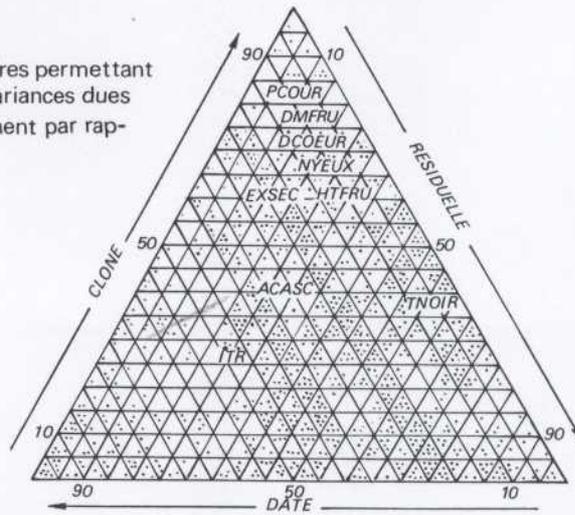
de cultivars/clones (fig. 1 b, c, d, e), on remarque que :

- il existe des différences de comportement des groupes vis-à-vis des variables considérées ;

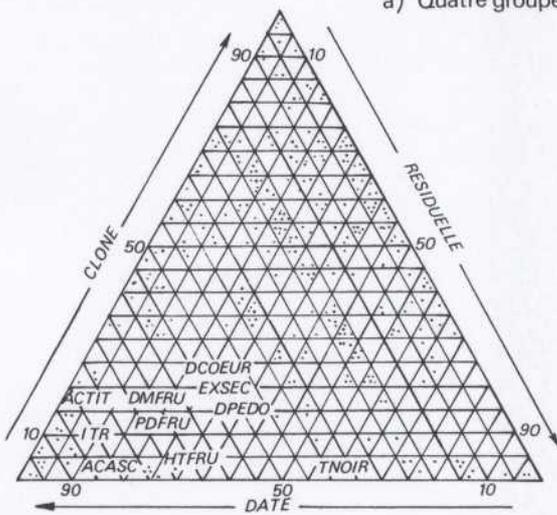
- le groupe Cayenne est plus homogène que les autres puisque le facteur génotypique par ailleurs à effet hautement significatif, apparaît moins prépondérant que le facteur environnement dont l'action est toujours très marquée ;

- le comportement du groupe Pernambuco varie en fonction des caractères considérés. Poids et hauteur du fruit sem-

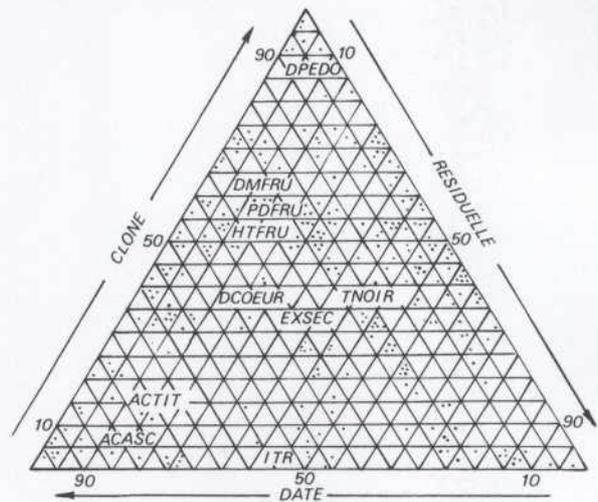
Fig. 1 • Schémas triangulaires permettant de visualiser les parts de variances dues aux clones et à l'environnement par rapport à la variance totale.



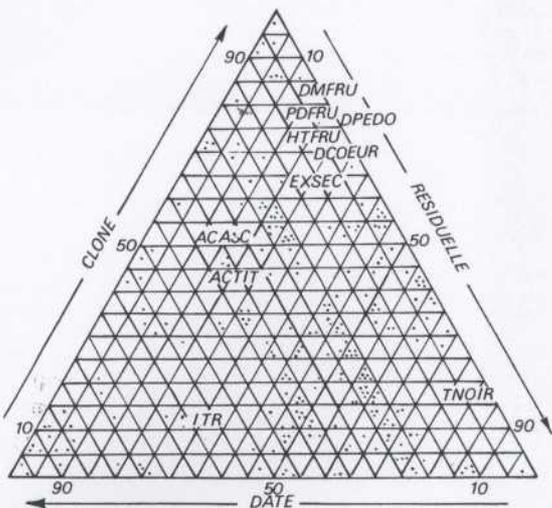
a) Quatre groupes d'*A. comosus* confondus.



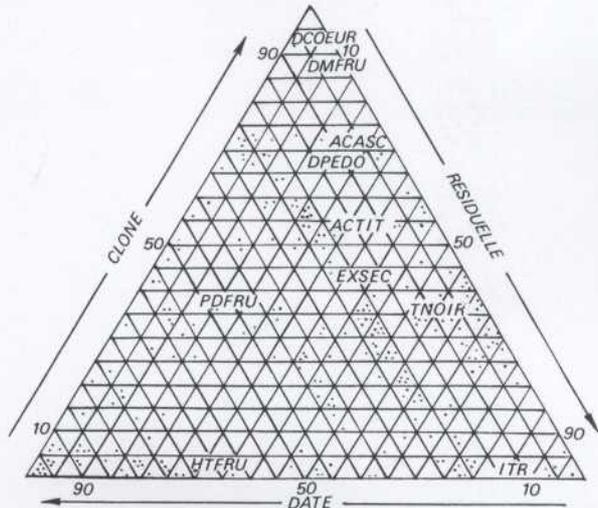
b) Groupe Cayenne.



c) Groupe Queen.



d) Groupe Spanish.



e) Groupe Pernambuco.

blent être des variables surtout influencées par les conditions du milieu alors que les autres caractéristiques présentent une certaine variabilité compte tenu des clones étudiés ;

- le groupe **Queen** à effet clone prépondérant présente une certaine variabilité. Cependant le taux d'acide dans le jus est surtout influencé par les conditions extérieures ;

- à l'inverse du **Cayenne**, le groupe **Spanish** semble le plus hétérogène (effet clone toujours nettement prépondérant) ;

- le **nombre de taches noires** semble dans tous les cas être assez peu expliqué par le génotype ou par l'environnement. Cette observation est confirmée par un coefficient de variation très élevé, mesuré pour cette variable lors de ces analyses de variances.

La comparaison des moyennes par le test de Duncan, permet de constater que, aussi bien pour les effets clones que pour les effets d'environnement, les différences significatives qui ont pu être observées ne sont pas le fait de

comportements particuliers mais traduisent un phénomène général.

La valeur de ces différentes moyennes est présentée sur les tableaux 2 et 3 dans le cas de l'étude globale sur *A. comosus* et sur les tableaux 4 et 5 en ce qui concerne l'étude des groupes considérés individuellement.

● Conclusions de ces études.

Les analyses qui ont été effectuées permettent de répondre en partie aux questions posées :

- il y a une variabilité certaine à l'intérieur de l'espèce *A. comosus* qui justifierait l'identification de groupes particuliers ;

- il existe une action très nette des conditions d'environnement sur l'expression de certains caractères quantitatifs chez la plupart des clones ;

TABLEAU 2 - Moyennes des variables étudiées pour chacun des clones lors de l'analyse globale des groupes d'*A. comosus*.

Clone	I.T.R. (jours)	PCOUR (g)	NYEUX (1 spirale)	HTFRU (mm)	DMFRU (mm)	DCOEU (mm)	TNOIR (nb/fruit)	EXSEC (I.R.)	ACASC (µg/ml)
CI 9	150	214	12,5	146	112,0	28,8	1,39	16,7	138
HA 10	149	205	14,3	154	116,1	31,9	0,83	15,1	130
MR 11	150	238	14,2	143	111,5	38,4	0,41	16,3	126
GU 2	146	189	12,8	146	108,4	26,9	0,90	16,8	120
GU 25	155	210	14,0	154	114,0	28,2	1,24	16,8	119
GU 32	148	205	13,1	145	112,4	29,2	0,69	16,7	113
CI 26	151	196	14,0	156	115,8	28,1	1,22	16,6	108
GU 60	156	75	17,5	186	94,2	16,5	3,97	16,7	240
GU 39	149	104	13,0	156	102,9	27,2	0,99	15,3	171
GU 101	147	90	14,9	182	91,6	20,8	1,81	15,5	240
GU 38	136	85	12,9	117	88,8	22,6	0,62	15,5	286
GU 44	132	75	14,7	136	94,1	24,3	0,80	16,2	256
GU 76	131	107	15,6	114	100,9	25,8	1,49	16,9	228
GU 87	135	115	16,2	156	101,2	27,3	3,27	16,3	245
GU 23	137	198	10,4	142	105,7	19,3	3,97	11,9	255
GU 47	154	180	9,4	107	106,7	28,8	0,81	14,8	221
GU 71	138	144	8,4	127	119,1	28,2	1,44	15,3	157
Amplitudes observées.									
MINI	131	75	8,4	107	88,8	16,5	0,41	11,9	108
MAXI	156	238	17,5	186	119,1	38,4	3,97	16,9	286

TABLEAU 3 - Moyennes de certaines variables quantitatives étudiées, par date de plantation.

Dates	I.T.R.	PCOUR	NYEUX	HTFRU	DMFRU	DCOEU	TNOIR	EXSEC	ACASC
02/82	133	145	14,0	152	109,1	27,5	1,56	16,3	146
05/83	143	183	14,2	155	110,5	29,8	1,67	15,3	157
10/83	155	137	13,6	156	109,2	26,3	1,81	17,1	131
03/84	153	160	12,1	134	102,9	25,3	1,15	15,2	148
08/84	156	124	13,9	152	102,9	24,9	2,11	16,2	260
01/85	125	149	14,2	150	104,8	25,4	1,55	14,8	189
06/85	149	182	11,6	128	99,8	23,8	0,75	16,0	267

TABLEAU 4 - Moyenne des variables étudiées pour chacun des clones lors de l'analyse à l'intérieur des groupes d'*A. comosus*.

Clones	I.T.R. (jours)	PDFRU (g)	HTFRU (mm)	DPEDO (mm)	DMFRU (mm)	DCOEU (mm)	TNOIR (nb/fruit)	EXSEC (I.R.)	ACTIT (me)	ACASC (μ g/ml)
Spanish										
GU 49	148	1085	144	19,9	107	15,6	3,20	13,0	9,7	330
GU 85	151	1123	143	21,8	111	19,1	1,35	13,2	10,9	274
GU 96	154	838	138	23,7	97	17,0	1,90	11,1	9,1	311
CI 13	163	687	105	18,5	100	18,4	1,22	12,7	10,3	427
Cayenne										
CI 9	153	1251	143	21,8	111	28,8	0,83	16,6	14,0	142
HA 10	151	1433	153	21,9	116	32,3	0,64	15,1	12,6	133
MR 11	153	1275	144	21,7	111	30,4	0,45	16,3	11,5	129
KE 15	154	1420	151	21,4	115	28,7	1,18	16,7	11,2	117
GU 2	147	1159	144	19,4	108	26,8	0,87	16,8	10,0	122
GU 25	157	1423	154	21,8	114	28,4	1,13	16,8	11,8	120
GU 32	153	1323	146	22,2	112	29,3	0,73	16,8	11,1	118
CI 26	152	1510	155	22,2	116	28,7	0,97	16,6	10,4	109
Queen										
GU 38	136	605	117	15,4	89	22,6	0,62	15,5	10,9	286
GU 44	132	785	136	16,7	94	24,3	0,80	16,2	10,4	256
GU 76	131	948	144	21,9	101	25,8	1,49	16,9	9,7	228
GU 87	135	1077	156	23,3	101	27,3	3,27	16,3	8,8	245
Pernambuco										
GU 60	155	1136	182	21,0	93	15,3	4,33	16,5	9,7	226
GU 82	157	1205	198	20,8	95	21,8	5,4	14,8	9,1	123
GU 101	141	1076	192	19,2	90	19,2	2,8	15,3	7,2	215
GU 121	158	877	190	24,7	81	10,5	1,06	15,0	8,4	110

TABLEAU 5 - Moyennes des variables étudiées par date de plantation lors de l'analyse à l'intérieur des groupes d'*A. comosus*.

Dates	I.T.R. (jours)	PDFRU (g)	HTFRU (mm)	DPEDO (mm)	DMFRU (mm)	DCOEU (mm)	TNOIR (nb/fruit)	EXSEC (I.R.)	ACTIT (me)	ACASC (μ g/ml)
Spanish										
12/82	136	949	134	22,0	105	17,7	1,67	13,3	9,5	285
05/83	146	932	132	21,0	104	17,5	1,53	12,3	10,3	373
10/83	166	994	135	10,1	106	18,0	2,52	12,8	10,6	279
03/84	162	838	121	20,7	103	17,0	2,44	12,1	9,2	321
08/84	166	976	140	20,9	104	17,5	1,58	12,6	10,9	430
01/85	147	913	132	21,2	102	17,4	1,74	11,9	9,2	325
Cayenne										
05/83	147	1541	152	21,5	120	33,9	0,89	16,2	13,3	102
10/83	159	1686	166	23,6	119	28,8	1,89	18,1	8,2	85
03/84	160	1161	137	20,8	110	28,3	0,59	15,7	9,9	103
08/84	159	1270	152	22,9	109	28,0	0,67	17,0	13,2	157
01/85	137	1468	157	21,1	114	28,9	0,91	15,2	9,3	125
06/85	153	957	126	19,1	105	27,1	0,13	16,5	15,5	169
Queen										
12/82	131	899	139	19,5	101	28,6	1,05	17,0	9,3	191
05/83	131	1150	162	21,4	101	27,2	2,13	15,4	9,9	185
10/83	140	873	139	19,6	99	25,0	0,97	16,8	8,7	176
03/84	140	632	117	17,0	91	22,5	0,30	15,8	8,6	210
08/85	144	814	145	18,6	92	24,2	3,64	16,4	13,5	424
01/85	111	825	133	19,1	96	24,4	1,03	15,5	7,7	250
06/85	138	765	131	19,8	93	23,0	1,60	16,7	12,2	335
Pernambuco										
03/84	157	896	170	20,3	89	17,1	1,72	16,0	8,7	147
04/84	162	1231	212	21,9	89	15,5	3,83	15,2	9,2	195
01/85	140	1091	191	22,4	90	16,0	4,58	14,9	7,9	158

- il existe des différences de fonctionnement au niveau des groupes étudiés : les clones du groupe **Cayenne** montrent notamment un effet des facteurs de l'environnement plus important que l'effet du génotype, prépondérant dans la plupart des autres groupes. Les résultats agronomiques qui avaient été obtenus sur des populations **Cayenne** ne sont donc pas totalement extrapolables aux autres groupes définis *a priori* sur des critères morphologiques, au sein de l'espèce *A. comosus* ;

- l'hétérogénéité dans l'expression des caractères, accentuée notamment au niveau du groupe **Spanish**, nous engage à vérifier dans la suite des études la validité de la structuration actuelle en 5 groupes proposés pour *A. comosus*.

Afin de limiter la part de variance due à l'effet environnement, la suite de ces travaux d'évaluation des clones de *A. comosus* a été effectuée à partir d'analyses correspondant à certaines dates de plantation données, permettant la meilleure représentation des clones observés simultanément.

Regroupement des caractères et structuration de la variabilité observée.

Les descripteurs utilisés sont les mêmes que ceux présentés lors de l'étude précédente mais la représentation des clones est plus large et englobe les autres espèces de la collection.

L'objectif des analyses statistiques alors effectuées est multiple :

- sélectionner les descripteurs les plus efficaces pour discriminer les clones étudiés ;
- regrouper les caractères liés ;
- rapprocher certains clones à comportement voisin pour aboutir à une classification à confronter avec celle existante.

Des **Analyses Factorielles en Correspondance** ont été utilisées dans ce contexte. Elles se sont effectuées en trois étapes :

- analyse des variables qualitatives,
- analyses des variables quantitatives,
- étude simultanée des deux types de variables.

● Résultats de ces études.

Parmi les cultivars/clones caractérisant l'espèce *A. comosus*, le groupe **Spanish** se confirme être plus hétérogène que **Cayenne**, **Queen** et **Pernambuco** qui constituent des classes plus homogènes. Par ailleurs, le groupe **Mordilona** de cette même espèce n'a pu être discriminé à partir des clones autres que ceux rattachés à **Péroléra**, qui se distribuent donc entre les autres classes.

Au niveau des variables considérées, des associations privilégiées ont pu être mises en évidence qui permettent de décrire une part importante de la variabilité globale observée. Le facteur de **productivité** intégrant un certain nombre de variables rendant compte de l'importance du fruit, est le

plus discriminatoire. La **forme du fruit** complétée par le **nombre et l'aspect des yeux** est le second facteur important qui permet de dissocier les classes. Au niveau de la qualité de la chair un ensemble de variables rendant compte de la **densité et de la maturation de la chair** permet de caractériser quelques clones particuliers.

Les analyses comparées, effectuées en parallèle sur différents résultats obtenus à partir de cycles de production différents, ont mis en évidence la validité de ces critères de discrimination quelles que soient les dates de plantations ou récoltes considérées.

La suite des traitements a cherché à préciser par analyse discriminante, la signification des groupes définis par AFC.

Caractérisation des groupes définis.

Une Analyse Factorielle Discriminante a été effectuée à partir de l'ensemble des données (*A. lucidus*, *A. bracteatus* et *A. ananassoides*, *A. comosus*) permettant d'intégrer la variabilité intra-comosus dans l'ensemble de la variabilité existante.

Neuf groupes de discrimination se sont trouvés ainsi déterminés dans la **classification finale** qui s'appuie sur le tableau 6 :

groupe I	= tous les clones Cayenne .
groupe II	= clones de Spanish , proches de la variété Singapore Canning .
groupe III	= espèce <i>A. bracteatus</i> .
groupe IV	= espèces <i>A. ananassoides</i> et <i>A. lucidus</i> .
groupe V	= cultivars primitifs issus d'écosystèmes brésiliens.
groupe VI	= groupe Queen .
groupe VII	= groupe Pernambuco .
groupe VIII	= clones de Spanish correspondant à ceux qui sont cultivés dans la zone Caraïbes, moins domestiqués que ceux du groupe II.
groupe IX	= clones de la variété Péroléra .

Les clones du groupe **Mordilona** autres que ceux appartenant à la variété **Péroléra** se rapprochent soit du groupe des variétés primitives brésiliennes (groupe V), soit du groupe des **Spanish** «domestiqués» (groupe II). Dix-sept clones sur les 85 intégrés dans cette étude sont inclassables.

● Distance entre les classes.

La matrice des F calculés à partir de la distance de Mahalanobis testant l'égalité des moyennes des classes prises 2 à 2, est présentée sur le tableau 7.

L'analyse de ce tableau permet les observations suivantes :

- le **groupe des variétés primitives** est le plus proche de tous, traduisant peut-être une origine commune de tous les cultivars domestiqués à partir de ce type de population ;
- le groupe caractéristique des clones rattachés à **Pernambuco** est le plus loin de tous ;

FRUITS CARACTERISTIQUES DES CINQ GROUPES IDENTIFIES DANS L'ESPECE *A. COMOSUS*.

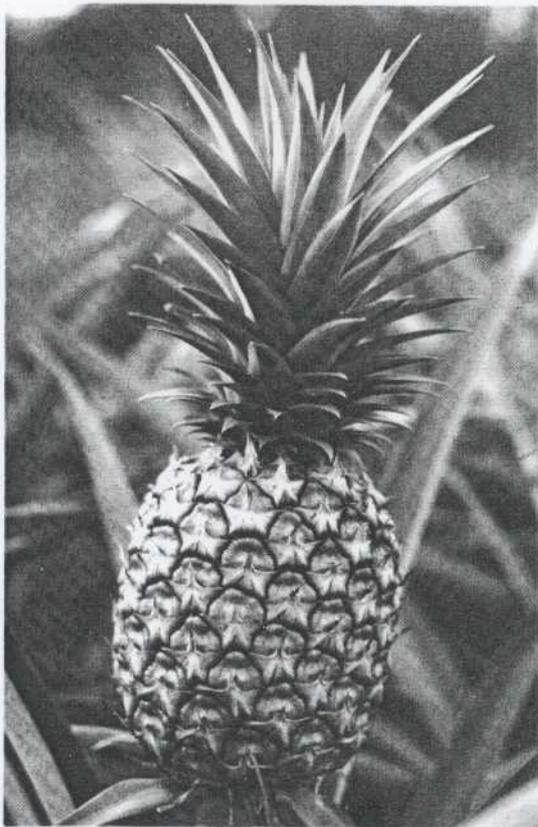


Photo 1 - Fruit du groupe Cayenne.



Photo 2 - Fruit du groupe Queen.

Photo 3 - Fruit de la variété Singapore Canning caractérisant la «classe 1» définie à l'intérieur du groupe Spanish.

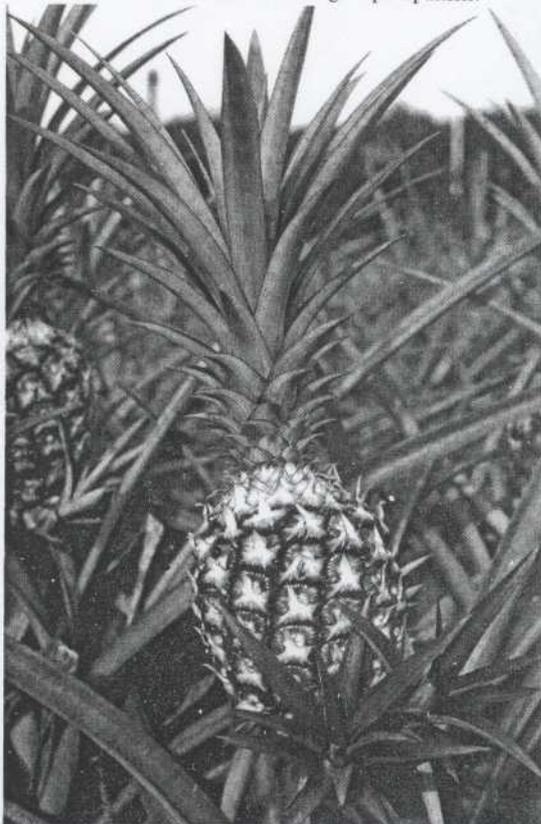
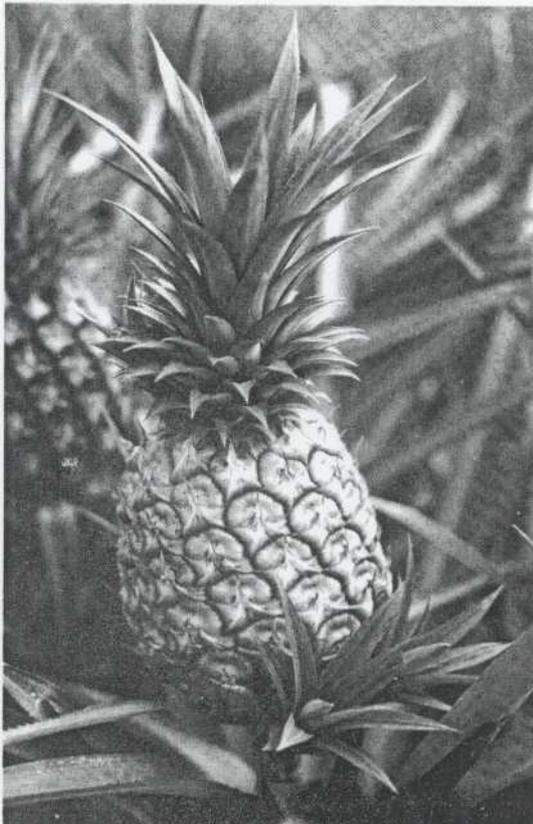


Photo 4 - Fruit de la variété Red Spanish caractérisant la «classe 2» définie à l'intérieur du groupe Spanish.



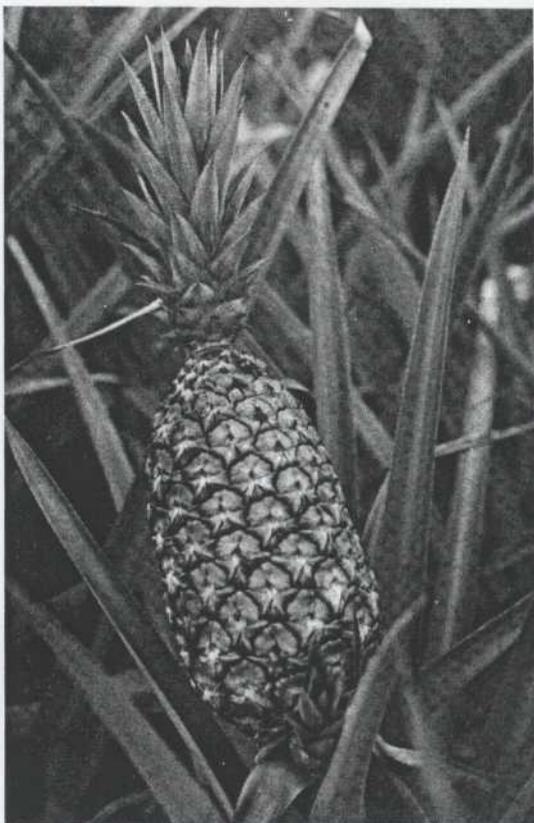


Photo 5 - Fruit du groupe Pernambuco.

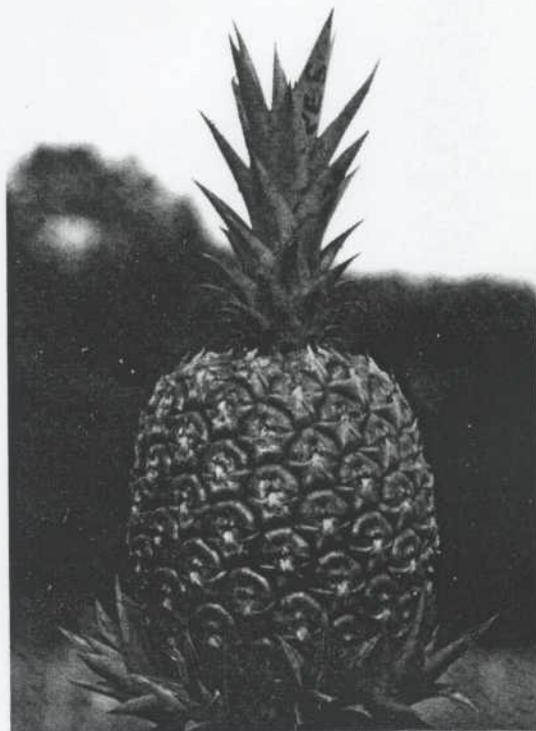


Photo 6 - Fruit caractérisant la variété Péroléra du groupe Mordilona, non validé par ces études.

- les groupes des clones de *A. bracteatus* et *A. ananassoides* sont les plus proches ;

- les groupes de Cayenne et de Spanish domestiqués sont les plus éloignés ;

- les groupes correspondant à des variétés cultivées sont plus proches du groupe des clones de *A. bracteatus* que du groupe des clones *A. ananassoides* ;

- le groupe des Cayenne se rapprocherait plus du groupe des Péroléra que des autres groupes cultivés ;

- le groupe des Péroléra est proche des groupes Cayenne et Queen.

● Variables discriminantes.

L'observation du tableau 7 qui présente les 10 variables quantitatives les plus discriminantes parmi celles qui ont été étudiées, fait apparaître le rôle prépondérant dans ce contexte du diamètre moyen des fruits et de l'indice de cylindricité mesuré par le rapport du diamètre supérieur sur le diamètre inférieur du fruit.

La représentation des groupes sur les 2 premiers axes dans le tableau 7 élaboré à partir des coordonnées présentées, permet de visualiser la position de chacun d'eux à partir de l'expression de ces caractères.

Le tableau 8, donnant les moyennes par classe pour 18 variables quantitatives permet de préciser la caractérisation finale qui intègre l'ensemble des résultats obtenus lors des études sur critères phénotypiques présentées (tableau 9).

EVALUATION PAR UTILISATION DE MARQUEURS BIOCHIMIQUES

Des travaux d'identification des clones d'ananas par les techniques d'électrophorèse ont été poursuivis par M.L. GARCIA de 1985 à 1988 en relation avec le programme d'amélioration génétique de l'ananas poursuivi en Côte d'Ivoire.

La même collection, celle gérée en Côte d'Ivoire, a été utilisée pour ces études. Les résultats ont été cependant complétés par l'analyse des clones issus des prospections au Venezuela (LOISON-CABOT, 1990 b), entretenus dans les serres du CIRAD à Montpellier. L'ensemble des géotypes traités permet donc de considérer la classification qui a été proposée par l'évaluation agronomique dans un contexte plus général.

Les méthodologies et techniques utilisées ainsi que le déterminisme génétique proposé pour les principaux marqueurs étudiés sont exposés dans le document de thèse de M.L. GARCIA (1988). Nous rappellerons seulement ici les résultats qui paraissent intéressants dans le contexte de l'identification et de l'origine des cultivars d'*A. comosus* que nous étudions :

Groupes	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
GU 47					1			1	18
CO 12									5
CO 20									5
CO 23									5
CO 25									5
CO 40									4
CO 22									4
CO 24									4
GU 137									3
Clones indéterminés ou loin des groupes.									
BR 1		2		1	1	3	4		
BR 7		3			1	3			
BR 18							1		
BR 21		3		1	4				1
BR 4			3	3					
BR 77	1	6		4					
GU 39	1	1				10	6		2
GU 75		7							18
GU 78		4			1	1	8		
GU 99	5		1		4		4		
CI 17	3				1	13	1		
GU 95	9				2	1		2	6
GU 64		11							
GU 63		9							
GU 104			5	1					
CI 29		4	1	1					
CI 31		3			4				

80 à 100 p. 100 de locus polymorphes parmi ceux étudiés (la fréquence de l'allèle le plus commun ne dépasse pas 0.99), ont été décelés chez les espèces analysées du genre *Ananas*, le nombre moyen d'allèles par locus a été estimé de 2.70 à 3.12 et la diversité génétique globale de 0.353 à 0.406. Une forte hétérozygotie caractérise donc les clones étudiés.

Huit systèmes enzymatiques sont plus particulièrement responsables du polymorphisme observé, il s'agit de : ENP, PGM, ADH (A et B), DIA (A et B), GOT, PAC, SKDH, PGI. La composition génotypique des clones vis-à-vis de ces systèmes a été définie et les données, présentées sous forme d'un tableau de contingence, codant les allèles par 0 (absence), 1 (présence homozygote) ou 0.5 (présence hétérozygote), ont été analysées à l'aide d'Analyses Factorielles en Correspondance complétées par des Analyses Ascendantes Hiérarchiques (GARCIA, 1988).

L'étude des génotypes considérés clone par clone, confrontée aux résultats de classification précédents, met en évidence les résultats suivants :

- tous les clones classés dans le groupe *Cayenne* (groupe I) lors de la classification sur évaluation agronomique ont rigoureusement la même formule enzymatique (sauf les hybrides GU 31 et GU 137) ;

- tous les clones classés dans le groupe *Queen* (groupe VI) ont également le même génotype ;

- neuf clones sur les 11 classés dans le groupe *Spanish* (1) (groupe II) se retrouvent avoir également un génotype unique ;

- les deux clones de *Spanish* (2) (groupe VIII) sont relative-

ment proches, l'un d'eux est identique à 5 clones trouvés en prospection ;

- le groupe *Pernambuco* (groupe VII) et le groupe caractéristique de *Péroléra* (groupe IX) montrent plus de variabilité :

. il y a 4 structures différentes, bien que voisines, pour représenter les 5 clones classés dans le groupe *Pernambuco* ;

. il y a 5 structures différentes pour représenter les 10 clones de *Péroléra*.

Par ailleurs :

- *A. bracteatus* est représenté par 3 structures génotypiques très proches ;

- *A. ananassoides* (de la collection) par 3 structures voisines ;

- le groupe des variétés primitives par 4 structures également proches.

On constate donc une analogie entre les résultats d'études phénotypiques sur critères agronomiques et ceux d'études plus précises à partir du génotype des mêmes clones, déterminé à l'aide de systèmes enzymatiques.

Une très grande variabilité apparaît cependant parmi les espèces *ananassoides* et *parguazensis* collectées au cours des prospections, de même parmi les formes cultivées localement dans les zones prospectées (cultivars primitifs).

TABLEAU 7 - Analyse discriminante à partir de variables quantitatives.
Distances et caractérisation des groupes.

Signification des groupes :

groupe I : Cay = Cayenne ; groupe II : Sp (1) = proches «Singapore Canning»
groupe III : bra = *A. bracteatus* ; groupe IV : ana = *A. ananassoides*,
groupe V : Que = Queen ; groupe VI : pri = variétés primitives ; groupe VII : Prn = Pernambuco ;
groupe VIII : Sp (2) = proches «Red Spanish» ; groupe IX : Pér = Péroléra.

1. Matrice des F calculés à partir de la distance de Mahalanobis testant l'égalité des moyennes des groupes pris 2 à 2.

Groupes	Cay	Sp (1)	bra	ana	pri	Que	Prn	Sp (2)
Sp (1)	505.8							
bra	116.6	100.4						
ana	313.8	292.0	85.3					
pri	44.3	61.3	77.7	117.3				
Que	226.8	238.4	128.5	248.7	41.4			
Prn	396.2	395.9	166.4	255.3	117.2	253.5		
Sp (2)	199.0	248.6	177.0	379.6	67.0	234.2	381,1	
Pér	107.2	137.7	147.0	297.8	65.1	75.4	287.8	103.0

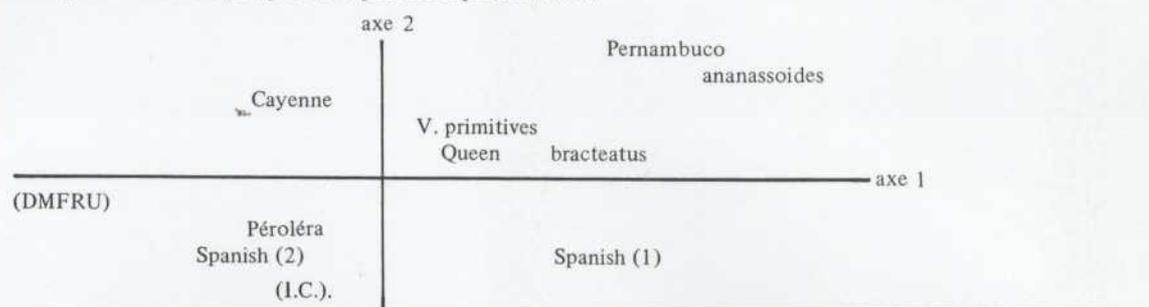
2. Signification des variables canoniques.

Variables	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4	AXE 5	AXE 6	AXE 7	AXE 8
I.T.R.	0.01	0.55	0.31	-0.20	0.51	-0.24	-0.72	0.70
PDCOU	0.07	-0.00	0.08	-0.05	0.07	0.05	-0.02	-0.07
HTFRU	0.58	-0.12	-0.94	-0.23	0.93	0.01	0.47	-0.39
DMFRU	-2.97	-2.79	-1.58	-0.15	3.69	2.92	0.54	3.64
ACTIT	-0.03	0.02	0.05	-0.03	-0.01	0.06	0.05	0.00
ACASC	0.02	-0.03	-0.01	0.02	0.01	0.01	-0.03	-0.01
DCOEU	-0.38	0.24	-0.07	0.43	-0.08	0.03	-0.09	-0.41
PDFRU	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.00	-0.00	-0.00	-0.00
POEIL	-0.00	-0.07	-0.05	-0.10	-0.10	-0.02	-0.00	-0.06
INCYL	-1.44	-4.33	5.54	4.13	4.22	-7.92	6.07	-1.24

3. Coordonnées des groupes sur les axes.

Groupes	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4	AXE 5	AXE 6	AXE 7	AXE 8
Cay	-1.93	1.56	0.81	-0.23	0.60	-0.21	0.10	-0.08
Sp (1)	1.81	-3.63	0.20	-0.48	0.65	-0.34	0.12	-0.11
bra	3.30	0.17	4.07	-2.15	2.26	3.72	-0.68	0.66
ana	6.23	2.81	5.36	0.54	-3.20	-0.76	-0.80	-0.22
pri	0.47	0.20	0.17	-0.85	-1.54	-0.89	1.40	1.57
Que	0.78	0.24	-1.07	2.23	-0.48	0.60	0.49	-0.09
Prn	4.58	3.83	-4.53	-1.96	0.46	-0.09	-0.42	-0.00
Sp (2)	-3.64	-1.96	-1.25	-2.22	-2.85	0.69	-0.21	-0.17
Pér	-2.21	-1.54	-1.21	2.24	0.25	-0.35	-1.90	0.49

4. Représentation des groupes sur le plan des 2 premiers axes.



ORIGINE DES GROUPES CULTIVES

Parmi les cinq groupes définis *a priori* par les auteurs, seule l'histoire de Cayenne est connue.

Collecté en 1820, en Guyane française, par le botaniste

français PERROTET, la distribution de ce cultivar, exploité d'abord à Versailles puis dans certaines autres serres françaises renommées, s'est effectuée vers l'Angleterre d'où il aurait gagné la Floride, l'Afrique du Sud et l'Australie. Les Hawaï, elles-mêmes fournies par plusieurs pays, furent un deuxième centre de dissémination du Cayenne vers la plupart des zones intertropicales chaudes et humides (COLLINS, 1960).

TABLEAU 8 - Moyennes par groupe, présentées par ordre croissant, pour chacune des variables quantitatives étudiées.

NBULB		I.T.R.		PDCOU		HTFRU		DMFRU		EXSEC	
bra	0,00	Que	136	Prn	48	ana	61	ana	52	ana	12,8
ana	0,06	Pér	141	Que	77	bra	101	bra	88	Sp (1)	13,1
Cay	0,21	Sp (1)	150	pri	78	pri	111	Que	90	Pér	13,3
pri	1,00	Prn	151	Pér	106	Que	121	pri	90	pri	13,7
Que	1,50	Sp (2)	153	Sp (2)	144	Sp (1)	123	Prn	90	Prn	15,0
Sp (2)	2,44	Cay	156	Cay	178	Sp (2)	125	Sp (1)	99	Sp (2)	15,1
Sp (1)	2,46	pri	157	Sp (1)	188	Pér	130	Cay	112	bra	15,2
Prn	3,20	ana	177	ana	200	Cay	149	Pér	114	Que	15,3
Pér	3,35	bra	195	bra	357	Prn	199	Sp (2)	118	Cay	15,9
ACTIT		ACASC		NYEUX		DPEDO		DCOEU		PDFRU	
Pér	7,0	Cay	128	ana	6,9	ana	10,9	ana	8,4	ana	114
Prn	8,7	Sp (2)	159	Sp (2)	8,4	pri	15,3	bra	14,6	bra	524
Sp (1)	10,2	pri	165	Sp (1)	8,5	Que	16,3	pri	16,4	pri	648
Sp (2)	10,4	Prn	178	pri	8,9	Pér	18,6	Prn	16,5	Que	664
Que	10,7	Que	314	bra	9,1	bra	19,1	Sp (1)	17,0	Sp (1)	804
Cay	10,7	Pér	327	Pér	11,8	Sp (1)	19,5	Que	22,5	Prn	1163
pri	10,9	ana	355	Que	12,8	Cay	21,1	Cay	28,2	Pér	1170
ana	14,0	Sp (1)	384	Cay	13,6	Prn	21,8	Sp (2)	28,2	Sp (2)	1213
bra	19,0	bra	397	Prn	18,5	Sp (2)	22,7	Pér	29,4	Cay	1324
POEIL		INCYL		PE/CO		ES/AT		NCOUR		TNOIR	
ana	2,2	Prn	0,86	Pér	0,64	bra	0,80	Que	1,00	pri	0,52
Que	6,4	Sp (2)	0,98	Que	0,72	ana	0,97	bra	1,00	ana	0,55
bra	7,3	Que	0,99	Cay	0,75	pri	1,28	Cay	1,00	Cay	0,94
Prn	7,8	Cay	1,00	Sp (2)	0,81	Sp (1)	1,31	Prn	1,00	Pér	1,18
pri	9,3	bra	1,01	pri	0,97	Sp (2)	1,51	pri	1,04	Que	1,29
Sp (1)	11,8	ana	1,01	Sp (1)	1,17	Que	1,54	Sp (1)	1,10	Sp (2)	1,41
Cay	12,1	Pér	1,01	bra	1,31	Cay	1,58	Pér	1,10	bra	1,83
Pér	12,2	pri	1,02	ana	1,36	Prn	1,77	Sp (2)	1,20	Sp (1)	2,09
Sp (2)	18,0	Sp (1)	1,06	Prn	1,47	Pér	2,08	ana	1,48	Prn	4,73

Cependant les précisions manquent quant au centre de domestication réel de ce groupe particulier ainsi que des quatre autres répertoriés dans l'espèce *A. comosus*.

Les résultats des études enzymatiques ont permis de constater que les clones constituant les groupes morphologiques mis en évidence par l'évaluation agronomique de la collection, avaient des profils enzymatiques très proches sinon identiques :

identiques pour les clones :

- CI 9, CI 36, HA 10, MR 11, KE 15, HA 27, HA 38, GU 2, GU 25, GU 27, GU 32, GU 114, GU 131, CI 16, CI 18, CI 19, CI 26, AS 44 et MR 50 du groupe Cayenne (groupe I) ;

- GU 6, GU 23, GU 49, GU 85, GU 96, GU 128 et CI 14 du groupe II [Spanish (1) = Singapore Canning] ainsi que GU 116 qui semble mal classé dans notre collection ;

- CI 26, GU 37, GU 38, GU 44, GU 76, GU 87, GU 39 et RE 43 du groupe Queen (groupe VI) ;

plus ou moins proches pour les clones :

- BR 20, GU 54 et CI 32 de l'espèce *A. bracteatus* (groupe III) ;

- GU 61 et GU 62 de l'espèce *A. ananassoides* (groupe IV) ;

- GU 71 et CN 48 du groupe VIII [Spanish (2) = Red Spanish] ;

- GU 60, GU 101 et GU 121 du groupe Pernambuco (groupe VII) ;

- CO 12, CO 20, CO 21, CO 22, CO 23, CO 24 et CO 25 de la variété Péroléra (groupe IX).

Les profils enzymatiques des clones du groupe V des variétés primitives brésiliennes, sont plus diversifiés.

Un certain nombre de clones cultivés localement en plantations villageoises, collectés lors de prospections au Vénézuéla, zone de diversification du genre Ananas, ont des structures génotypiques identiques à la variété Péroléra et au groupe Spanish (2), certains types de Pernambuco ont aussi été trouvés.

Il est intéressant de noter par ailleurs l'existence d'un clone, provenant du Sud de l'Amazonie vénézuélienne, ayant la même composition enzymatique que les clones Cayenne (VE 11).

Ces observations suggèrent une différenciation intra-groupe des différents clones de Cayenne, Queen et Spanish

TABLEAU 9 - Caractérisation des groupes à partir des analyses effectuées.

<i>A. ananassoides</i>	<p>petits fruits de forme cylindrique cycle de maturation long couronne assez développée parfois multiple yeux normaux péduncule fructifère mince chair ferme, blanchâtre forte acidité titrable fort acide ascorbique faible extrait sec</p>
<i>A. bracteatus</i>	<p>fruit plutôt petit, de forme cylindrique cycle de maturation long grosse couronne, sans bulbille gros yeux, plats chair jaune pâle petit coeur forte acidité titrable fort acide ascorbique bon extrait sec</p>
Variétés primitives brésiliennes	<p>petit fruit de forme cylindrique, assez ferme couronne peu développée gros yeux chair jaune pâle, remplissage du fruit moyen, peu de taches</p>
Pernambuco	<p>fruit moyen, de forme conique prononcée, plutôt haut nombreux yeux normaux couronne réduite, bulbilles fréquentes péduncule fructifère fort remplissage du fruit moyen, chair tendance translucide petit coeur faible acidité titrable tendance à présenter des «taches noires»</p>
Queen	<p>fruit assez petit de forme cylindro-conique cycle de formation du fruit court coloration externe hétérogène yeux petits et nombreux de profil proéminent couronne peu développée, bulbilles possibles péduncule mince fruit peu rempli, chair opaque bon extrait sec</p>
Péroléra	<p>fruit moyen, de forme cylindrique et massive, large couronne peu développée parfois multiple nombreuses bulbilles chair ferme, fruit moyennement rempli gros coeur faible acidité titrable faible taux en sucre bon taux d'acide ascorbique</p>
Cayenne	<p>gros fruits de forme cylindrique yeux assez nombreux, normaux couronne unique, bulbilles rares péduncule assez fort gros coeur chair de coloration jaune clair, fragile fruit moyennement rempli faible acide ascorbique bon taux en sucre peut présenter saisonnièrement une forte acidité libre</p>
Spanish (1) (Singapore Canning)	<p>fruit moyen de forme trapue couronne assez développée, parfois multiple bulbilles fréquentes peu d'yeux qui sont larges et plats péduncule assez fort chair colorée, ferme, fruit dense</p>

Spanish (2)(Red Spanish)

faible taux en sucre
 fort acide ascorbique
 tendance à présenter des «taches noires»
 gros fruit de forme ovoïde, assez large
 couronne moyenne, parfois multiple
 gros pédoncule fructifère
 bulbilles fréquentes
 peu d'yeux qui sont larges et plats
 chair pâle, ferme, fruit bien rempli
 gros coeur
 faible acide ascorbique

(1) par seule sélection clonale parmi des générations en multiplication végétative à partir de sélections ponctuelles originales effectuée dans une zone de diversification naturelle. De ce fait la variabilité intracloane s'avère très réduite, décelable ni par étude des marqueurs biochimiques (dans la limite des systèmes étudiés), ni par évaluation agronomique.

Inversement les clones de Péroléra, Spanish (2) et Pernambuco, à structures plus diversifiées, suggèrent une possibilité d'évolution différente faisant intervenir des origines plus récentes et la possibilité d'échanges continus de gènes avec la population de départ. Leur domestication expliquée par la recherche de phénotypes particuliers, par les populations indigènes, dans la zone de diversification proche des lieux d'exploitation (Colombie pour le Péroléra, Brésil pour le Pernambuco, Vénézuéla pour le Red Spanish), se serait alors effectuée à partir de plusieurs génotypes de départ d'où l'hétérogénéité des structures analysées.

Nos études ont montré que les distances sont moins importantes entre certaines espèces sauvages et variétés cultivées de *A. comosus* qu'entre certaines de ces seules variétés cultivées. Il existerait donc dans les régions prospectées au Vénézuéla, une grande variabilité de types sauvages et cultivés juxtaposés, de distances génétiques faibles.

Seules les variétés très domestiquées (Cayenne, Queen, Singapore Canning) ayant été isolées de cette zone de diversité naturelle ont évolué indépendamment du reste de cette population. La domestication encore relativement récente a conditionné l'évolution de ces types aux seules mutations somatiques intéressantes dans le contexte de l'amélioration variétale donc fixées par le cultivateur. Ils restent donc proches de la zone de diversification pour l'ensemble de leur génome mais s'éloignent des autres variétés de grandes cultures industrielles qui poursuivent une domestication indépendante pour l'ensemble des caractères liés à leur exploitation.

VALIDITE DES GROUPES DEFINIS AU SEIN DE L'ESPECE *A. COMOSUS*

Les cinq groupes qui caractérisent «traditionnellement» l'espèce *A. comosus*, apparaissent donc, à l'issue de ces travaux d'identification, comme un échantillonnage restreint

de la variabilité réelle qui s'exprime dans l'un des centres de différenciation du genre, celui exploré au Vénézuéla.

Comme dans le cas de nombreuses autres grandes cultures (hévéa, coton, café, bananier), il s'avère que la base génétique à l'origine de l'exploitation de l'espèce est très étroite.

Si les cultivars Pernambuco, Mordilona et Spanish (2), exploités dans une zone supposée proche du centre de domestication, se révèlent caractérisés par plusieurs structures génotypiques proches mais différentes, nous avons pu remarquer l'homogénéité de trois autres de ces groupes [Cayenne, Queen, Spanish (1)] qui, éloignés du centre de diversification, ont évolué individuellement par seules mutations somatiques. Il s'ensuit un polymorphisme enzymatique intra-cultivar nul au niveau des systèmes étudiés, et une individualisation phénotypique des clones, difficile.

Seuls exploités pendant longtemps, quatre de ces cultivars, seules références disponibles des potentialités de la culture [Cayenne, Queen, Spanish (1) et Pernambuco], ont donné lieu à des caractérisations précises de la part des utilisateurs. On s'aperçoit aujourd'hui, du fait d'une variabilité beaucoup plus importante s'exprimant dans la zone de domestication originale, que tous les types cultivés ne peuvent être intégrés dans ces quatre groupes principaux.

La démarche utilisée pour la classification des espèces (LOISON-CABOT, 1990 a) a été adoptée et cela a conduit à proposer la création de groupes nouveaux pour des variétés non identifiables à partir des cultivars connus de *comosus* (exemple de Mordilona). La validité de ce dernier groupe paraît aujourd'hui contestée par une dispersion des clones qui y ont été rattachés, parmi certains des autres groupes de classification définis à l'issue de nos analyses. En fait de nombreuses variétés cultivées parmi les primitives (Vénézuéla et Brésil), collectées près du centre de diversification restent «indéterminées» et sont classées simplement *A. comosus*.

L'évaluation des variétés cultivées n'ayant un sens que dans le contexte de l'amélioration, un classement de ces variétés en fonction des caractéristiques agronomiques pouvant avoir un intérêt pour leur exploitation devrait être recherché préférentiellement à une identification qui s'avèrera de plus en plus difficile au fur et à mesure des collectes et des créations d'hybrides.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALVAREZ (M.). 1982.
Una aplicación del método de la I-distancia a la selección de grupos de variedades de piña (*Ananas comosus* L.).
Cultivos Tropicales, 4, 3, 427-435.
- AMAYA DE CARPIO (L.). 1984.
Ubicación taxonómica de algunas «piñas silvestres» (género *Ananas*) nativas de la mesa de Guanipa.
Mémoire fin d'Etude, Inst. Univ. de Tecnología de El Tigre, Estado Anzoátegui, Venezuela, 81 p.
- ANTONI (M.J.). 1983.
Taxonomy and cytogenetics of pineapple.
Ph. D. Thesis, Univ. Florida, USA, 78 p.
- ANTONI (M.G.) et LEAL (F.). 1980.
Clave para la identificación de las variedades comerciales de piña (*Ananas comosus*).
Rev. Fac. Agron. (Maracay), Alcance 29, 13-24.
- BAKER (K.F.) and COLLINS (J.L.). 1939.
Notes on the distribution and ecology of *Ananas* and *Pseudananas* in South America.
Amer. J. Bot., 26, 697-702.
- BARTHOLOMEW (D.P.) and KADZIMIN (S.B.). 1977.
Pineapple in ecophysiology of tropical crops.
Acad. Press Inc., London.
- BERTONI (M.S.). 1919.
Contribution à l'étude botanique des plantes cultivées. I.- Essai d'une monographie du genre *Ananas*.
Anales Científicos Paraguayos, serie II (4), 250-322.
- CABOT (Chantal). 1989.
Collection ananas, mise à jour juillet 1989.
Doc. int. IRFA, 8 p.
- CAMARGO (F.C.). 1939.
Ananas e abacaxi.
Rev. de Agric., Piracicaba, XIV, 7-8, 3-20.
- CAMARGO (F.C.). 1943.
Vida e utilidade das Bromeliaceae.
Inst. Agr. Norte, Bol. Tec., 1 (Belem).
- CAMARGO (F.C.) and SMITH (L.B.). 1968.
A new species of *Ananas* from Venezuela.
Phytologia, 16, 6, 464-465.
- CHAN (Y.K.). 1986.
Differential compatibility in a diallel cross involving three groups of pineapple [*Ananas comosus* L. (Merr.)].
MARDI Res. Bull. 14 (1), 23-27.
- CHAN (Y.K.) and LEE (C.K.). 1985.
The hybrid 1 pineapple : a new canning variety developed at MARDI.
Teknologi, Buah-buahan. Jil. 1, Bil. 1, (Mac), 24-30.
- COLLINS (J.L.). 1948.
Pineapple in ancient America.
The Scientific Monthly, LXVII, 5, 372-377.
- COLLINS (J.L.). 1949.
History, taxonomy and culture of the Pineapple.
Economic Botany, 3, 4, 335-359.
- COLLINS (J.L.). 1960.
The pineapple, botany, cultivation and utilization.
Leonard Hill Ltd London, 294 p.
- COLLINS (J.L.) and KERNS (K.R.). 1946.
Inheritance of three leaf types in the pineapple.
J. Heredity, 37, 4, 123-127.
- COUTO (F.A.). 1981.
Variedades e melhoramento do abacaxizeiro.
Inf. Agropec., Belo Horizonte, 74, 12-14.
- DAGNELIE (P.). 1973.
Théories et méthodes statistiques.
Presses agronomiques Gembloux, 2 t. : 378 et 457 p.
- DALLDORF (E.R.). 1978.
Pineapple cultivars in South Africa.
Farming in South Africa, Pineapples Ser. C.1.
- DE WALD (M.G.), MOORE (G.A.) and SHERMAN (W.B.). 1988.
Identification of pineapple cultivars by isozyme genotypes.
J. Amer. Soc. Hort. Sci., 113 (6), 935-938.
- DUTERTRE (R.P.). 1667.
Histoire générale des Antilles habitées par les Français.
Paris.
- GARCIA (M.L.). 1988.
Etude taxonomique du genre *Ananas*.
Utilisation de la variabilité enzymatique.
Thèse UST Languedoc, 156 p.
- GIACOMELLI (E.J.) et PY (C.). 1981.
L'ananas au Brésil.
Fruits, 36 (11), 645-687.
- GIACOMELLI (E.J.) y SOBRINHO (J.T.). 1984.
Seleção preliminar de algumas cultivares de abacaxizeiro resistentes a fusariose.
Anais de VII Congresso de Fruticultura, vol. 1, 145-161.
- GIACOMETTI (D.C.). 1978.
Melhoramento genético de abacaxi.
1º Encontro de abacaxicultura Feira de Santana, 25-37.
- GIBAUT . 1912.
Fruits légumiers : Ananas,
in : *Histoire des légumes. Ed. Librairie Horticole*, 323-329.
- HEILBORN (O.). 1921.
Notes on the cytology of *Ananas sativus* Lindl. The origin of its parthenocarpy.
Ark. Bot., 17, 11, 1-7.
- GLENNIE (J.D.), WINKS (C.W.) and LANHAM (T.E.). 1984-1985.
Progress Report : Pineapple clonal selection.
Maroochy Hort. Res. St., Rep. n° 4.
- GOPIMONY (R.), BALAKRISHMAN (S.) and MARYKUTTY (K.C.). 1978.
A comparative study of certain fruit qualities of twenty pineapple varieties.
Agri. Res. J. Kerala, 16, 1, 28-32.
- KEETCH (D.P.). 1976.
Introduction of the pineapple into south Africa.
Farming in South Africa, n° A1.
- KOUASSI (A.). 1973.
Comparaison de la Cayenne lisse de Côte d'Ivoire avec les sélections 19 et 110, ANA-CI-72-72-US.
Réunion annuelle IRFA, doc. n° 204.
- LACOEUILHE (J.J.). 1982.
As cultivares comerciais de abacaxi.
1º Simposio sobre Abacaxicultura, Jaboticabal, 61-76.
- LEAL (F.J.) and SOULE (J.). 1977.
«Maipure», a new spineless group of pineapple cultivars.
Hortscience, 12 (4), 301-305.
- LEAL (F.) y ANTONI (M.G.). 1980 a.
Descripción y clave de las variedades de piña cultivadas en Venezuela.
Rev. Fac. Agron. (Maracay), Alcance 29, 51-79.
- LEAL (F.) y ANTONI (M.G.). 1980 b.
Especies del género *Ananas* : origen y distribución geográfica.
Rev. Fac. Agron. (Maracay), Alcance 29, 5-12.
- LEAL (F.) y ANTONI (M.G.). 1980 c.
Sobre las especies del género *Ananas* y su distribución especialmente novedosa para Venezuela.
Rev. Fac. Agron. (Maracay), Alcance 29, 43-50.
- LEAL (G.), GARCIA (M.L.) y CABOT (Chantal). 1986.
Prospección y recolección de ananas y sus congeneres en Venezuela.
FAO/IBPGR Plant Genetic Resources Newsletter, 66, 16-19.
- LEAL (F.). 1987.
Prospecciones de piña (*Ananas comosus*) en Venezuela durante los años de 1985-1986.
Fruits, 42 (3), 145-148.
- LEAL (F.). 1989.
On the history, origin and taxonomy of the pineapple.
Interciencia, Sep.-oct. 1989, 14 (5).
- LINDEN (M.J.). 1879.
Ananas Mordilona Linden.
Belgique Horticole, 29, 302-303.
- LOISON-CABOT (Chantal). 1988.
Amélioration génétique de l'ananas.
Exemple de création variétale, analyse des ressources génétiques disponibles.
Thèse, Univ. Paris-Sud, Centre d'Orsay, 193 p.
- LOISON-CABOT (Chantal). 1990 a.
Systématique, origine, évolution, organisation, classification

- des espèces d'ananas.
Doc. int. IRFA, RA 90, n° 14, 16 p.
- LOISON-CABOT (Chantal). 1990 b.
Prospection sur l'ananas au Vénézuéla.
Fruits, 45 (3), 251-264.
- MALEZIEUX (E.). 1988.
Croissance et élaboration du rendement de l'ananas [*Ananas comosus* (L.) MERR.].
Thèse, INA-PG, Paris, 240 p.
- MARCHANT (C.J.). 1968.
Chromosomes evolution in the Bromeliaceae.
Kew Bulletin, 21, 161-168.
- NYENHUIS (E.M.). 1964.
James Queen, a new pineapple variety.
Farming in South Africa, 40 (8), 54-56.
- OVIEDO y VALDES (G.F.). 1535.
Historia general y natural de los Indios. Sevilla.
- PERNES (J.). 1984.
Gestion des ressources génétiques des plantes.
Ed. Lavoisier, Paris, 2 t., 212 et 346 p.
- PERROTET (S.). 1825.
Catalogue raisonné des plantes introduites dans les colonies françaises de Mascareigne et de Cayenne et de celles rapportées vivantes des mers d'Asie et de la Guyane, au Jardin des Plantes de Paris.
Mem. Soc. Linn., 3, 3, 89-151.
- PICKERSGILL (B.). 1974.
Pineapple, in evolution of crop plants.
Ed. Simmonds Longman, 14-18.
- PINON (A.). 1986.
Prospection au Vénézuéla du 20 février au 10 mars.
Doc. int. IRFA, 12 p.
- PY (C.). 1949.
Ananas, systématique, origine, dispersion génétique.
Fruits, 4 (11), 407-414.
- PY (C.). 1962.
Comparaison de différentes sélections d'ananas Cayenne lisse et de plusieurs autres variétés.
Fruits, 17, (11), 559-571.
- PY (C.), LACOEUILHE (J.J.) et TEISSON (C.). 1984.
L'ananas, sa culture, ses produits.
Techniques agricoles et Productions tropicales. Ed. Maisonneuve et Larose, Paris, 562 p.
- RAMIREZ (O.D.), GANDIA (H.) and VELEZ FORTUNO (J.). 1970.
Two new pineapple varieties.
J. Agri. Univ. Puerto Rico, 54 (3), 417-428.
- RANGAN (T.S.). 1984.
Pineapple.
Handbook of Plant Cell Culture, vol. 3, editors Ammirato, Evans, Sharp, Yamada, Collier Macmillan Publishers, London, 373-382.
- REITZ (P.R.). 1968.
A new species of pineapple from central Brazil.
The Bromeliad Soc. Bull. XVIII, 5, 109-111.
- SHARMA (A.K.) and GHOSH (I.). 1971.
Cytotaxonomy of the Family Bromeliaceae.
Cytologia, 36, 237-247.
- SMITH (L.B.). 1934.
Geographical evidence on the lines of evolution in the Bromeliaceae.
Bot. Jahrb., 66, 446-468.
- SMITH (L.B.). 1939.
Notes on the taxonomy of *Ananas* and *Pseudananas* Bot.
Museum Leaflets Harvard Univ., 7, 5, 73-81.
- SMITH (L.B.). 1979.
Ananas comosus L. Merr.
in : *Flora Neotropica*, 14, part. 3, 2048-2064.
- STAMBAUGH (S.U.). 1957.
Control of variability in the Esmeralda pineapple.
Proc. Fla. Hort. Sci., 70, 293-297.
- VALSAMMA MATHEW LYLA (K.R.) and NAYAR (N.K.). 1979.
Estimation of genetic variability in pineapple for quantitative and qualitative traits.
Ind. J. Agric. Sci., 49 (11), 855-857.
- VELEZ (I.). 1946.
Wild pineapple in Venezuela.
Science, 104 (2705), 427-428.
- VUILLEUMIER (B.S.). 1971.
Pleistocene changes in the fauna and flora of South America.
Sciences, 173 (3999), 771-780.
- WASSMAN (R.). 1979.
The hawaiian clones.
Pineapple Field Day, 2 p.
- WEE (Y.C.). 1972.
Some common pineapple cultivars of West Malaysia.
Malays. Pineapple, 2, 7-13.
- WEE (Y.C.). 1974.
The Masmerah pineapple : a new cultivar for the Malaysia pineapple industry.
World Crops, 26, 64-65.

CARACTERIZACION, ORIGEN Y VALIDEZ DE LOS GRUPOS DEFINIDOS EN LA ESPECIE *ANANAS COMOSUS*.

Chantal LOISON-CABOT.

Fruits, Nov.-Dec. 1990, vol. 45, n° 6, p. 559-575.

RESUMEN - Un estudio comparativo en profundidad de clones representativos de los 5 grupos definidos en la especie *A. comosus* se ha emprendido por el IRFA. Estos trabajos han tratado de la determinación de características fenotípicas (por análisis morfológico) y genotípico (por análisis de marcadores enzimáticos) de estos clones cuidados en colección. La variabilidad así revelada se ha confrontado con la que se detecta a partir de formas recogidas en diversos ecotipos venezolanos, zonas de multiplicación natural de la planta. La síntesis de los resultados obtenidos permite precisar el origen de los principales cultivares explotados hoy y la validez de los grupos que se proponen para su clasificación.