

Augmenter la résistance aux maladies et aux insectes : pourriture brune, balai de sorcière, *pod borer*,... et améliorer la qualité sont les enjeux actuels pour cette importante culture traditionnelle.

Le cacaoyer : stratégies de sélection

Paulin D., Eskes A.B.

CIRAD-CP, BP 5035, Montpellier Cedex 1, France

Le cacaoyer, *Theobroma cacao* L., est un arbre originaire des forêts humides d'Amérique tropicale. Sa culture se développe à partir du XIX^e siècle, après l'invention de la presse à extraire le beurre des fèves, qui permet la fabrication du chocolat. Après l'introduction de la plante en Afrique, au début du XX^e siècle, la production mondiale de cacao connaît un essor spectaculaire : de 115 000 t elle atteint aujourd'hui 2,5 millions de t de cacao marchand, soit une valeur d'environ 3 milliards de dollars. L'Afrique (Côte d'Ivoire, Ghana) en fournit 60 %, l'Asie (Malaisie, Indonésie) 20 % et l'Amérique (Brésil) 20 %. Certains pays comme l'Équateur, Trinidad, la Colombie, le Venezuela, le Mexique, l'Indonésie et la Papouasie mettent sur le marché un cacao plus aromatique appelé cacao fin (environ 5 % de la production mondiale) (carte).

La culture

La plupart des zones cacaoyères se sont développées sur défriche de forêt. Une partie des grands arbres de forêt est traditionnellement conservée pour assurer un ombrage. Cependant, un ombrage contrôlé peut être installé en plantant des légumineuses ligneuses après éradication totale de la forêt. La culture en plein soleil, plus récente, permet d'obtenir de meilleurs rendements mais impose des soins phytosanitaires plus réguliers. Durant les premières

années, le cacaoyer est souvent associé à des cultures vivrières.

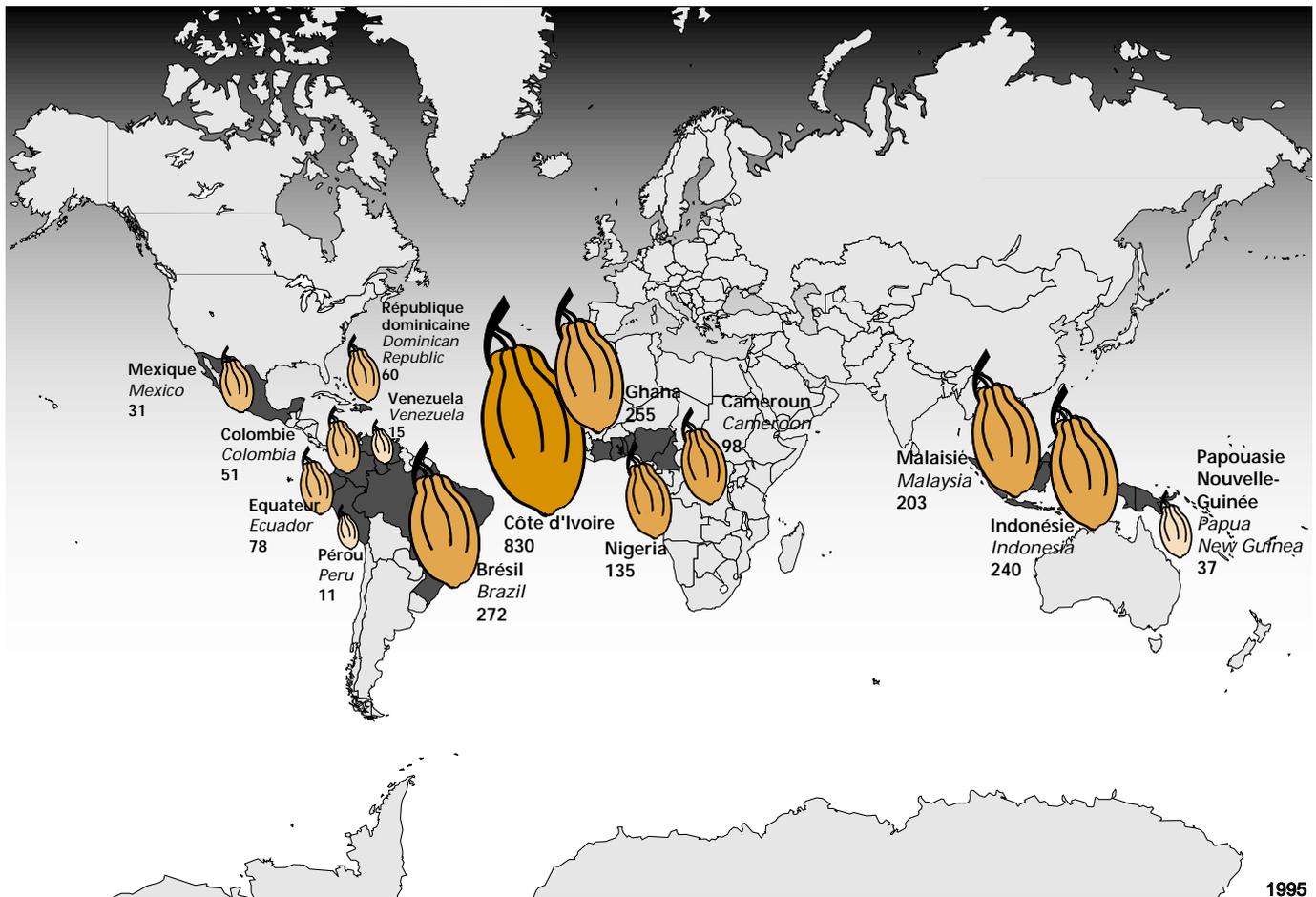
Le cacaoyer est particulièrement sensible aux modifications de son environnement écologique. Le renouvellement *in situ* d'une plantation est souvent délicat, le cacao apparaissant généralement comme une culture de front pionnier (Jarrige et Ruf, 1990). Les structures de production sont variables :

- en Afrique, ce sont des exploitations familiales de moins de 5 ha ;
- en Amérique, les exploitations familiales atteignent environ 20 ha, mais il existe aussi de grandes plantations en Équateur, au Brésil, au Costa Rica ou à Trinidad ;
- en Asie (Malaisie, Indonésie, Papouasie-Nouvelle-Guinée), où la cacaoculture est assez récente, des plantations privées ou publiques et de petites exploitations coexistent.

Les problèmes de la cacaoculture

Le cacaoyer est un arbre particulièrement sensible aux maladies et aux ravageurs, qui sont souvent les facteurs limitants de la production. Les principales maladies sont d'origine cryptogamique :

- la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora* spp.), est répandue dans le monde. L'espèce la plus nuisible, *P. megakarya*, provoque plus de 50 % de pertes en Afrique centrale ;



Répartition de la production mondiale de cacao (t/an). / Distribution of world cocoa production (t/year).

■ La plante

Le cacaoyer est une espèce diploïde appartenant à la famille des Sterculiacées. L'arbre, issu de semis, est formé d'un axe orthotrope qui donne naissance, à partir de 18 mois, à plusieurs couronnes successives, composées de cinq branches plagiotropes. La multiplication végétative peut être réalisée par bouturage ou par greffage de bois orthotrope et plagiotrope. La multiplication *in vitro* du cacaoyer n'est pas encore bien maîtrisée, bien que des progrès aient été obtenus avec l'embryogenèse somatique induite à partir de pièces florales (Lopez Baez, 1993). Les fleurs, de petite taille, très abondantes sur le tronc et les branches, sont hermaphrodites. La durée de vie du pollen est limitée à 48 heures. Cinq à 10 % des fleurs sont pollinisées par pollinisation entomophile. Il existe un système d'incompatibilité de type gaméto-sporophytique. L'autocompatibilité est variable selon les populations. Le taux d'allogamie n'est pas stable, il dépend de l'environnement, mais on l'estime généralement à 75 %. L'intensité de la pollinisation et la nutrition ont une influence sur la tenue et le remplissage en graines des fruits (Falque, 1994 ; Lachenaud, 1991). La production de fruits débute deux à trois ans après la plantation. Les périodes de récoltes, généralement étalées dans l'année, dépendent des conditions climatiques. La taille des fèves, le pourcentage de coque, leur teneur en beurre, et la dureté du beurre font la valeur technologique du cacao marchand. La qualité organoleptique du cacao dépend de l'origine génétique et des traitements post-récolte (fermentation, séchage et torréfaction).

- la maladie du balai de sorcière (*Crinipellis pernicioso*), répandue dans les Caraïbes et en Amérique du Sud, provoque la prolifération anarchique des rameaux et des coussinets floraux et détruit les graines dans les jeunes fruits ;
- le «mal de machette» (*Ceratocystis fimbriata*), se rencontre également dans certains pays du continent américain. C'est une trachéomycose qui provoque la mort de l'arbre ;
- le *vascular streak dieback*, ou VSD, (*Oncobasidium theobromae*), répandu en Asie du Sud-Est, provoque la chute des feuilles et entraîne la mort des rameaux.

Le *swollen-shoot*, seule maladie à virus répertoriée, se caractérise par un gonflement des tiges et peut entraîner la mort de l'arbre. Elle est présente au Nigeria, au Ghana et au Togo.

Les insectes parasites les plus courants sont des piqueurs, en particulier les mirides (*Sahlbergella* sp., *Distantiella* sp. et *Helopeltis* sp.) qui attaquent les jeunes

pousses et les cabosses. En Afrique et en Asie, ils provoquent des dégâts considérables. En Asie du Sud-Est, un insecte foreur des cabosses (*Conopomorpha cramerella*) entraîne des pertes de fruits très importantes (Wood et Lass, 1989).

Les rendements moyens enregistrés dans la plupart des pays (500 kg /ha) sont très inférieurs à ceux obtenus en station expérimentale, surtout à cause de la forte hétérogénéité des plantations et de l'utilisation de matériel végétal d'origine incontrôlée. La durée de vie économique d'une plantation varie de 20 à 40 ans. Les vieilles plantations ne sont plus entretenues et sont progressivement abandonnées au profit de plantations nouvelles. La recherche de modalités de rajeunissement ou de remplacement des anciens vergers par de nouvelles variétés est donc un enjeu important.

Les ressources génétiques et la structuration des populations

Une vingtaine d'espèces du genre *Theobroma* existent à l'état naturel sur le continent américain, mais seule *T. cacao* est cultivée pour l'industrie chocolatière. Le bassin de Haute-Amazone est considéré comme le centre d'origine et de diversité primaire de l'espèce *T. cacao*, et l'Amérique centrale, comme un centre de domestication. Il existe trois grands groupes génétiques : les Forastero, les Criollo et les Trinitario. La distinction entre ces trois groupes est basée sur leur origine géographique et sur les caractéristiques morphologiques des cabosses et des fèves.

Les Forastero, produisant aujourd'hui plus de 80 % du cacao mondial, proviennent du bassin amazonien. On en distingue deux origines, Haute-Amazone et Basse-Amazone, avec un continuum de variabilité entre les deux. Les Bas-Amazoniens (BA) sont traditionnellement cultivés au Brésil et en Afrique de l'Ouest. En raison de leur vigueur, de leur précocité et de leur relative résistance à certains agents pathogènes, les Hauts-Amazoniens (HA), collectés plus récemment et très diversifiés, sont souvent utilisés dans les programmes de sélection.

Les Criollo, constitués de variétés primitives domestiquées par les Indiens d'Amé-

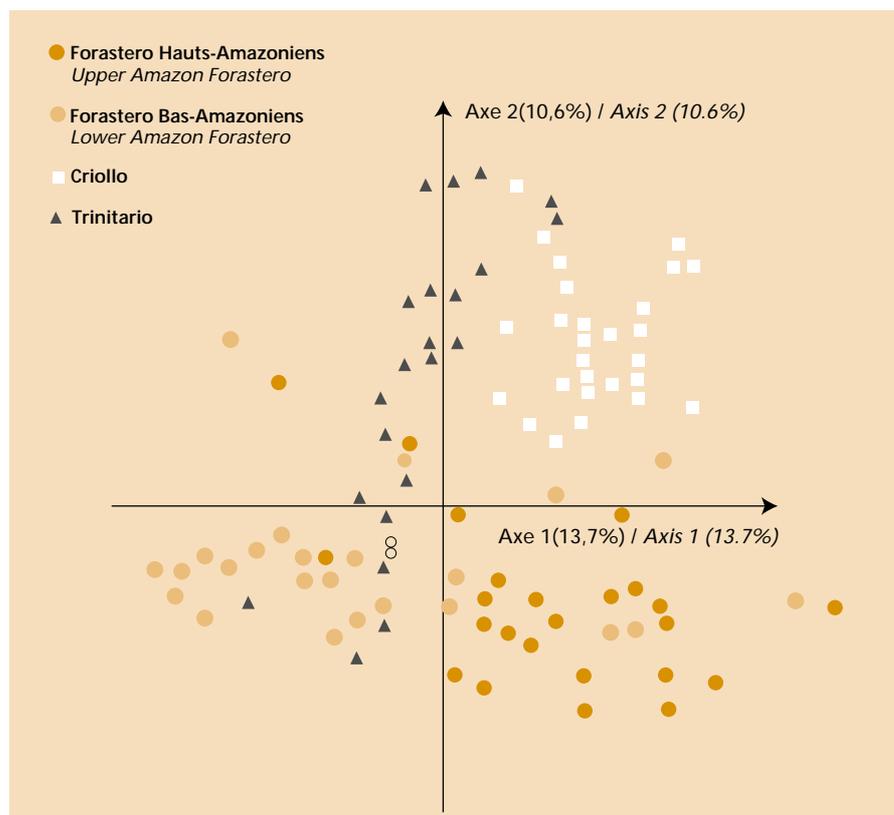


Figure 1. Diversité génétique du cacao. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée avec des marqueurs RAPD. / Genetic diversity of cocoa. Factorial correspondence analysis (FCA) using RAPD markers.

rique, donnent un cacao de bonne qualité organoleptique (cacao fin). Ils sont peu cultivés actuellement car, en général, peu vigoureux et sensibles aux insectes et aux maladies fongiques.

Les Trinitario proviennent de l'hybridation entre les deux groupes précédents. La plupart des génotypes répertoriés sont d'origine cultivée. Ils présentent des caractéristiques agronomiques et technologiques très variables. Du fait de leur vigueur élevée et de la bonne qualité des fèves, ils ont été distribués dans de nombreux pays.

Une grande diversité génétique

Plus de 7 300 génotypes originaux, dont plus de 2 800 d'origine sauvage, sont répertoriés dans le monde. Les collections les plus importantes se trouvent à Trinidad, au Brésil, au Costa Rica, en Equateur, au Ghana, en Côte d'Ivoire et en Malaisie. Plusieurs prospections réalisées depuis 1940 ont permis de collecter des populations originales de cacaoyers Forastero : au Pérou, en Equateur, au Brésil, en Colombie et plus récemment en Guyane Française entre 1987 et 1995. La caractérisation et l'évaluation de ce matériel sont encore très incom-

plètes. Peu de clones sauvages sont actuellement utilisés dans les programmes d'amélioration génétique.

Des études sur la diversité génétique ont été réalisées en utilisant les marqueurs moléculaires (RFLP⁽¹⁾ et RAPD⁽²⁾). La structuration génétique, mise en évidence par ces marqueurs, se superpose globalement à la structuration géographique de l'espèce (Laurent *et al.*, 1994). La grande diversité des HA est confirmée (figure 1) (N'goran *et al.*, 1994 ; Lecerteau *et al.*, 1994). La diversité des populations locales est moins bien connue, mais chacun des groupes présente une certaine variabilité, avec parfois des populations locales originales comme les Porcelana du Venezuela ou les cacaoyers spontanés prospectés en Guyane.

Les outils de la biologie moléculaire ont également permis de cartographier le génome du cacao avec 193 locus identifiés (5 marqueurs isoenzymes, 160 marqueurs RFLP et 28 marqueurs RAPD). Cette carte constitue un outil pour la localisation de gènes d'intérêt agronomique. Des travaux sont en cours pour rechercher des QTL⁽³⁾ de la résistance à la pourriture brune et de la taille des fèves (Lanaud *et al.*, 1995).

(1) RFLP : DNA (Desoxyribonucleic acid) Restriction Fragment Length Polymorphism.

(2) RAPD : Random Amplified Polymorphic DNA Detection.

(3) QTL : Quantitative trait loci.



D. Paulin

Semis en pépinière. / Seedlings in nursery.

Les critères de sélection

Aujourd'hui, la résistance aux fléaux parasitaires est un objectif majeur de la sélection du cacaoyer. En effet, la lutte chimique n'est pas toujours efficace et représente un coût élevé pour le planteur. Des sources de résistance ont été identifiées pour la pourriture brune, le balai de sorcière et le VSD. Un progrès significatif du niveau de résistance des variétés est attendu, grâce à l'utilisation de nouvelles méthodes de sélection plus efficaces.

La résistance aux maladies

La variabilité de la résistance intrinsèque à la pourriture brune a été mise en évidence par des inoculations sur cabosses, feuilles ou jeunes tiges (Blaha et Lotodé, 1976 ; Lawrence, 1978). Cependant, l'observation des taux de pourriture en champ donne parfois des classements différents de ceux obtenus par ces tests d'inoculation artificielle. Ces écarts pourraient être liés aux différences de durée de maturation des cabosses et de période de fructification. Un test d'inoculation artificielle sur feuilles est aujourd'hui à l'étude pour évaluer la résistance intrinsèque (Nyasse *et al.*, 1994).

Des observations au champ ont permis d'estimer le niveau de sensibilité au balai de sorcière de certaines populations de cacaoyers. Des tests d'inoculation artifi-

cielle ont été utilisés en pépinière (Bartley, 1981). Un test d'inoculation sur feuilles est actuellement expérimenté à Trinidad, qui semble donner des résultats positifs (Ducamp, communication personnelle).

Pour le VSD, des sources de résistance ont été identifiées par des observations au champ après inoculation naturelle, actuellement aucun test d'inoculation artificielle n'est au point (Keane et Prior, 1991). Mais il existe déjà des variétés commerciales résistantes.

La résistance aux insectes

En Côte d'Ivoire, la sensibilité aux mirides est prise en compte dans le programme de sélection de l'Idéfor⁽⁴⁾. Une note synthétique est attribuée, tenant compte de l'intensité et de l'étendue des dégâts ainsi que de l'aptitude à la régénération des zones attaquées. Cependant, ce type de notation ne permet pas de différencier attractivité, résistance et tolérance. Des tests d'attractivité ont été réalisés en laboratoire. Ces travaux ont mis en évidence des différences de sensibilité et d'attractivité entre HA, Amelonado et Trinitario.

En Asie, aucune bonne source de résistance au *borer* des cabosses n'a pu être mise en évidence.

Le rendement

L'entrée en production varie entre deux et cinq ans. Le rendement en cacao marchand (poids de fèves fermentées et séchées par hectare) se calcule en station par le cumul de cinq à six années de récolte en phase de pleine production. En général, les cabosses mûres, saines, pourries et rongées sont dénombrées et les cabosses saines sont pesées. On définit également un «index cabosse», nombre de cabosses nécessaires pour obtenir un kilo de cacao marchand.

La vigueur

La vigueur se mesure au jeune âge, par l'accroissement du diamètre au collet, et à l'âge adulte par la circonférence du tronc. Pour tenir compte de l'influence du développement végétatif de l'arbre sur sa production, on calcule parfois le rapport production vigueur. Cette variable est importante pour la sélection d'individus, dans les dispositifs expérimentaux en randomisation arbre par arbre.

La qualité

Les programmes de sélection d'hybrides prennent en compte la taille des fèves et le taux de beurre. L'évaluation de la qualité aromatique est plus difficile car elle dépend beaucoup des traitements post-récolte. Des

dégustations de liqueurs évaluent les saveurs fondamentales (arôme cacao, amertume, astringence, acidité) et les goûts particuliers. Une étude récente montre que le génotype du cacaoyer a une influence marquée sur les caractéristiques organoleptiques et que le potentiel aromatique est héréditaire. Des différences dans les arômes cacao et le goût fruité ont été montrées entre des Forastero HA et entre certains Trinitario (Clapperton *et al.*, 1994). Contrairement aux caractères physiques des fèves, il n'existe pas de données fiables permettant d'intégrer ces caractères organoleptiques dans un index de sélection, car les préférences des consommateurs sont variables selon les pays (Lockwood et Eskes, 1996).

Les paramètres génétiques

L'estimation des différents paramètres génétiques, relatifs aux caractères à améliorer, a été possible, grâce à la réalisation de plans de croisements factoriels et dialèles. Pour la plupart des caractères étudiés, les effets génétiques additifs prédominent. Des effets de dominance, généralement faibles, existent pour la vigueur, la taille des fèves et la production. La production peut être corrélée positivement avec la vigueur au jeune âge (Paulin *et al.*, 1994). Les fortes variances environnementales (20 à 78 %) sont observées pour les principaux critères de sélection dans les dispositifs expérimentaux en parcelles mono-arbre (Eskes *et al.*, 1995).

L'héritabilité au sens strict, estimée à partir des données individuelles des arbres, est moyenne pour la résistance à la pourriture brune (0,35), la production (0,30), faible pour la vigueur des arbres adultes (0,15) et très faible pour la résistance aux insectes (Cilas et Paulin, 1994). L'héritabilité de la taille des fèves est forte (0,65), celles du taux de beurre et de la saveur fruitée, moyennes (Lockwood et Eskes, 1996).

Il existe un certain effet de l'interaction génotype-milieu pour la production, la vigueur et le taux de pourriture, mais les classements entre hybrides dans différentes localités de Côte d'Ivoire sont généralement stables. A un autre niveau, les meilleurs géniteurs HA, sélectionnés à Trinidad, ont aussi présenté généralement un bon comportement en croisement dans de nombreux pays, ce qui suggère une certaine stabilité.

Des études menées à Trinidad dans les années 40 suggèrent une absence de corrélation entre valeurs propres et

(4) Idéfor : Institut des forêts (Côte d'Ivoire).

Estimation des variétés de cacaoyers cultivées dans le monde. / *Estimation of the cocoa varieties grown worldwide.*

Variétés / Varieties	Amérique / America	Afrique / Africa	Asie / Asia
Non sélectionnées <i>Non-selected</i>	55 %	80 %	65 %
Hybrides / Hybrids	40 %	20 %	30 %
Clones	5 %	-	5 %
Types			
Non sélectionnés <i>Non-selected</i>	BA, C, T LA, C, T	BA, HA, T, C LA, UA, T, C	BA, HA, T LA, UA, T
Hybrides <i>Hybrids</i>	HA x T UA x T	HA x HA UA x UA	HA x HA UA x UA
(ordre d'importance) <i>(order of importance)</i>	HA x BA UA x LA HA x C UA x C BA x T LA x T T x T T x T	HA x BA UA x LA HA x T UA x T T x T T x T	HA x BA UA x LA HA x T UA x T
Clones	T, C T, C		T, HA T, UA

C = Criollo, T = Trinitario, HA = Haut-Amazonien, BA = Bas-Amazonien
C = Criollo, T = Trinitario, UA = Upper Amazon, LA = Lower Amazon

valeurs en combinaison. Cependant, des effets additifs des caractères ayant été démontrés, on pourrait s'attendre à trouver des corrélations significatives entre la valeur des parents et les descendants. En Côte d'Ivoire, ceci semble le cas, pour la résistance au champ à la pourriture brune des cabosses, mais il n'y a pas de corrélation significative pour la production, la vigueur ou la tolérance aux mirides. La vigueur végétative des parents semble être corrélée négativement à l'efficacité de production, définie par le rapport production/vigueur, au niveau des descendances (Sounigo *et al.*, 1994a). Des résultats récents, obtenus en Malaisie, montrent une bonne relation entre valeur propre et valeur en croisement pour plusieurs caractères, dont la production (Lockwood et Pang, 1994). Ces résultats contrastants pourraient être liés aux constitutions génétiques différentes des populations étudiées (Eskes *et al.*, 1995).

Les méthodes de sélection

Les programmes de sélection du cacaoyer ont débuté en 1930 à Trinidad et au Nigeria, suivis dans les années 40 par la plupart des autres pays producteurs. La sélection massive de clones et la sélection d'hybrides ont été les méthodes les plus utilisées. Les sor-

ties variétales sont principalement des hybrides de clones. Certains pays, comme Trinidad, l'Equateur, le Venezuela, l'Indonésie et le Cameroun (tableau) ont diffusé des clones.

La sélection de clones

Le premier programme de sélection clonale fut réalisé à Trinidad à partir de populations de Trinitario et de Criollo. Les meilleurs de ces clones ICS⁽⁵⁾ furent distribués aux planteurs, dans les années 1940, sous forme de boutures. Plus tard, des individus sélectionnés pour la résistance au balai de sorcière, obtenus à partir de croisements entre HA et ICS, ont été clonés et vulgarisés (clones TSH)⁽⁶⁾ (Freeman, 1968).

La première étape des programmes de sélection de Côte d'Ivoire et du Came-

roun fut une sélection clonale dans des populations locales d'Amelonado (BA) et de Trinitario.

En Côte d'Ivoire, des essais comparatifs clonaux montrent que les clones HA se classent généralement en tête, suivis des clones Amelonado locaux et enfin des clones Trinitario, plus sensibles aux mirides. Les meilleurs clones produisent 1,8 à 2 t à l'hectare (Sounigo *et al.*, 1994a).

Au Cameroun, l'objectif était de diffuser rapidement des clones sélectionnés localement avec comme critères une production de plus de 2 kg de cacao marchand/an, une moindre sensibilité à la pourriture brune et aux mirides et l'aptitude au bouturage. Trente-cinq clones furent ensuite multipliés industriellement par bouturage plagiotrope et vulgarisés entre 1957 et 1968. Les résultats au champ furent décevants en raison d'une forte mortalité des arbres au jeune âge.

A partir des années 80, un regain d'intérêt pour la sélection clonale est observé, principalement en Malaisie, où des plants greffés sont distribués commercialement.



D. Paulin

Cabosses sur tronc. / Pods on trunk.

(5) ICS : *Imperial College Selection.*

(6) TSH : *Trinidad Selection Hybrid.*

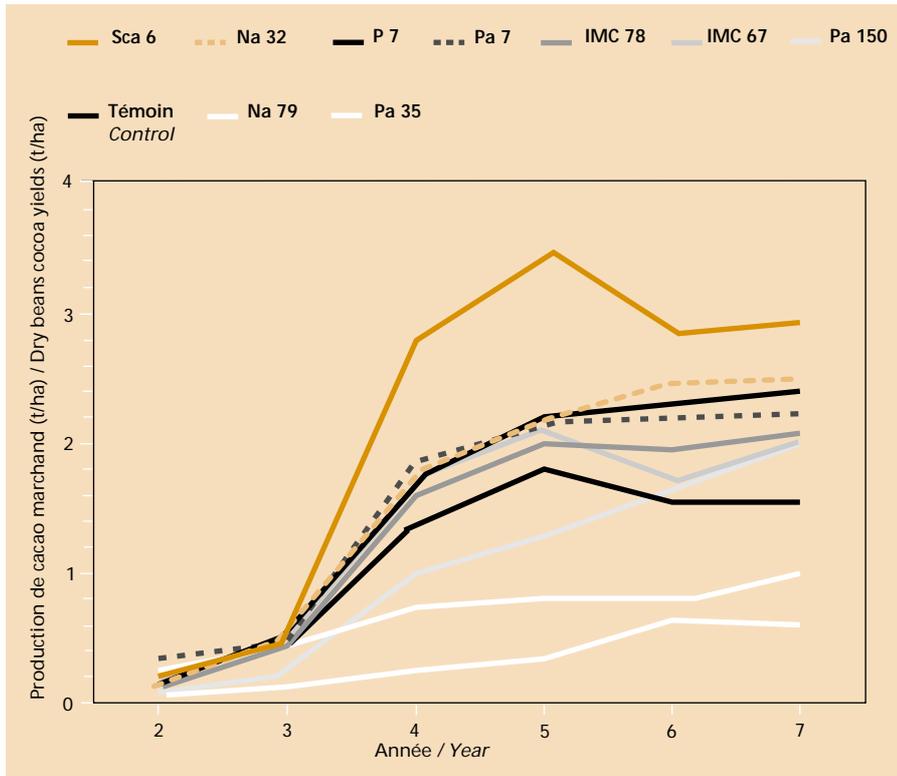


Figure 2. Production moyenne annuelle des hybrides, groupés par femelle HA, exprimée en t de cacao marchand/ha (Côte d'Ivoire). / Mean annual hybrid yields, grouped per UA female parent, expressed in t of dry beans/ha (Côte d'Ivoire).

La sélection d'hybrides

A Trinidad, les premiers hybrides réalisés entre les clones ICS sélectionnés ne donnèrent pas de bons résultats agronomiques. Ces clones furent croisés avec des clones Forastero HA collectés en Amazonie en 1930-1940, qui possédaient un meilleur niveau de résistance à la maladie du balai de sorcière. Les descendances obtenues montraient une bonne valeur agronomique. Ces résultats positifs, obtenus avec des hybrides entre clones de groupes génétiques différents, ont été à la base de la plupart des programmes de sélection dans le monde.

Au Brésil, après une sélection massale du matériel local Forastero BA, des hybridations furent réalisées entre ces clones et des Forastero HA ou des Trinitario à partir de 1963 (Alvim, 1975). Ces hybrides furent largement répandus. Les nombreux génotypes amazoniens prospectés dans ce pays dans les années 1970-1980, sont encore peu utilisés dans les programmes d'hybridation.

Au Ghana et au Nigeria, les sélections locales de clones Forastero BA (Amelonado) et Trinitario se montraient très sensibles au *swollen-shoot*. Des populations de HA (G2 et G3), plus résistantes, ont été vulgarisées dans les années 50 et 60. Les

hybrides entre HA et Amelonado furent sélectionnés pour leurs meilleures homogénéité et tolérance au *swollen-shoot* et à la pourriture brune. Depuis une vingtaine d'années, ce sont des hybrides entre HA qui ont été sélectionnés et qui sont diffusés, en raison de leur meilleur niveau de résistance au *swollen-shoot* (Toxopeus, 1970 ; Thresh *et al.*, 1988).

En Malaisie, du matériel Amelonado, puis Trinitario et HA, fut introduit du Ghana. Des hybrides issus de croisements entre HA et Trinitario et de croisements entre HA furent vulgarisés, pour leurs meilleures productivité et résistance au VSD.

En Côte d'Ivoire, les premiers hybrides furent créés en 1957, en croisant des clones HA sélectionnés localement (UPA), avec des clones Trinitario ou Amelonado locaux, choisis sur leur valeur propre. Les essais comparatifs d'hybrides confirmèrent la supériorité des croisements intergroupes déjà observée dans d'autres pays. A partir de 434 croisements, 12 hybrides furent sélectionnés et distribués dès 1975 aux planteurs, sous forme de semences produites dans des champs semenciers biclonaux. En général, les hybrides issus d'un croisement avec un parent Amelonado

étaient supérieurs à ceux réalisés avec un parent Trinitario. Les rendements de ces hybrides, en station, atteignaient 1,8 t à 2,4 t/ha. La précocité, la vigueur végétative et la plus grande facilité d'installation au champ, donnèrent à ces cacaoyers un avantage significatif sur les Amelonado. Un deuxième programme de croisements a été commencé en 1979 : 122 hybrides, dont 63 du type HA x Amelonado, ont été évalués, parmi lesquels 34 ont été mis en essai de confirmation en 1988. Les meilleurs hybrides produisent entre 2,5 et 3 t/ha (figure 2) contre environ 1 t/ha pour l'Amelonado. Ces hybrides ont des qualités technologiques améliorées par rapport à l'Amelonado pour la taille des fèves et le taux de beurre (Besse, 1977 ; Mossu, 1984 ; Paulin *et al.*, 1993).

L'hétérozygotie des parents induit une hétérogénéité des descendances et une transmission variable des caractères sélectionnés. L'obtention d'haploïdes à partir de clones réputés bons géniteurs devrait permettre de fixer à l'état homozygote des allèles favorables. L'utilisation de parents homozygotes a été envisagée et un programme de recherche d'haploïdes spontanés a été mené en Côte d'Ivoire à partir de 1970. Un nombre limité de génotypes haploïdes spontanés, provenant de deux clones HA, ont pu être diploïdisés (HD) et évalués comme géniteurs. Les hybrides HD x HD présentaient une hétérogénéité pour les caractères agronomiques, comparable à celle des hybrides classiques, mais une plus grande homogénéité de la taille des fèves. Cependant, cette méthode est limitée car l'induction artificielle d'haploïde n'a pas encore donné de résultats satisfaisants (Sounigo *et al.*, 1994b).

Au Cameroun, la sélection clonale fut abandonnée au profit de la sélection d'hybrides. Comme en Côte d'Ivoire, les génotypes sélectionnés dans les essais clonaux furent utilisés comme géniteurs dans le programme de sélection d'hybrides qui débuta en 1959. Trois cent cinquante croisements furent réalisés entre Trinitario locaux (SNK), introduits (ICS) et HA (UPA). Les essais comparatifs montrèrent une supériorité des hybrides ayant un parent HA. Dans les années 70, 11 combinaisons entre HA et Trinitario furent sélectionnées pour leur production et distribuées sous forme de semences à partir de champs semenciers biclonaux (Liabeuf, 1968 ; Nya Ngatchou, 1985). Le problème majeur au Cameroun étant la pourriture brune, due à *Phytophthora megakarya*, un effort particulier porta sur l'évaluation de la

résistance à cette maladie. Une classification des clones fut réalisée par infection artificielle sur cabosse. Une centaine de clones furent ainsi classés (Blaha et Lotodé, 1976). L'héritabilité de la résistance au champ fut étudiée dans un plan de croisements diallèles, qui permit aussi de supposer que la durée de maturation des cabosses était une composante de la résistance au champ (Despréaux *et al.*, 1989 ; Berry et Cilas, 1994).

La variabilité importante, observée au sein des familles de pleins-frères, peut être exploitée pour optimiser les gains génétiques. La sélection d'individus dans les descendances prend en compte la partie non-additive de la composante de la variance génétique. Tant au Cameroun qu'en Côte d'Ivoire, de très nombreux arbres hybrides sont observés. Une sélection combinée (individu-famille) sur index, basée sur l'estimation de la valeur génétique pour la production, la vigueur, l'encombrement et la sensibilité à la pourriture brune est réalisée actuellement au Cameroun et le sera prochainement en Côte d'Ivoire. Pour certains caractères comme la résistance à la pourriture brune, on en attend un progrès important (Cilas et Paulin, 1994). Les individus sélectionnés peuvent être multipliés végétativement ou utilisés comme nouveaux géniteurs.

La sélection récurrente

La sélection traditionnelle d'hybrides de clones présente des limites. En effet, elle n'assure pas de progrès génétique continu et l'amélioration des caractères quantitatifs, tels que la résistance aux maladies, est peu efficace. Pour augmenter la fréquence des génotypes cumulant des gènes favorables, les généticiens proposent une amélioration des populations de base par une sélection récurrente. Un schéma de ce type a été lancé par le Cirad⁽⁷⁾ et l'Idefor en Côte d'Ivoire en 1990. BA et Trinitario (BA-0) et, par ailleurs, HA (HA 0) constituent les deux populations de départ. La valeur propre, l'aptitude à la combinaison et la représentativité de la diversité génétique des groupes déterminent le choix des parents. Les Trinitario sont utilisés pour introduire des gènes de qualité dans la population Forastero BA. Dans une première phase, la sélection récurrente aboutira, après deux cycles, à la création de deux populations améliorées. Une sélection du type combiné individu-famille sera appliquée. Ce schéma permettra de produire, dès le premier cycle,

des sorties variétales hybrides ou clones obtenus au sein de chaque population. Une sélection récurrente réciproque sera alors abordée entre ces deux populations. Au cours de cette phase, des sorties variétales d'hybrides inter-population seront également envisagées, permettant d'exploiter un éventuel effet d'hétérosis exprimé par ce type de croisement (figure 3). Les plans de croisements appliqués au premier cycle sont des plans diallèles et factoriels ; pour les cycles suivants, des plans de croisements partiels seront utilisés afin d'augmenter les chances de recombinaison et d'éviter l'érosion génétique (Clément *et al.*, 1994 ; Eskes *et al.*, 1995).

Aujourd'hui en Malaisie, Bal Plantations à Sabah développe aussi un programme d'amélioration génétique par sélection récurrente. Il consiste à alterner essais clonaux et essais de descendances à partir de plans de croisements factoriels entre HA. Les sorties variétales prévues sont des clones (greffes) mais aussi des hybrides (semences). Les meilleurs hybrides du pre-

mier cycle se montrent de 20 à 50 % plus productifs que les témoins. Des informations intéressantes sur les paramètres génétiques concernant la population des HA apparaissent déjà : corrélations significatives entre valeur propre et valeur en combinaison et prédominance de l'aptitude générale à la combinaison (Lockwood et Pang, 1993 ; Lockwood et Pang, 1994).

Conclusion et perspectives

La méthode d'amélioration du cacaoyer la plus utilisée est encore la sélection d'hybrides de clones. Les variétés hybrides produisant du cacao ordinaire, sélectionnées depuis une trentaine d'années, se montrent bien adaptées à la plupart des régions et en particulier aux régions de production pionnières. Pour la capacité d'adaptation au champ, la précocité et la production, cette sélection a généralement apporté une amélioration significative par

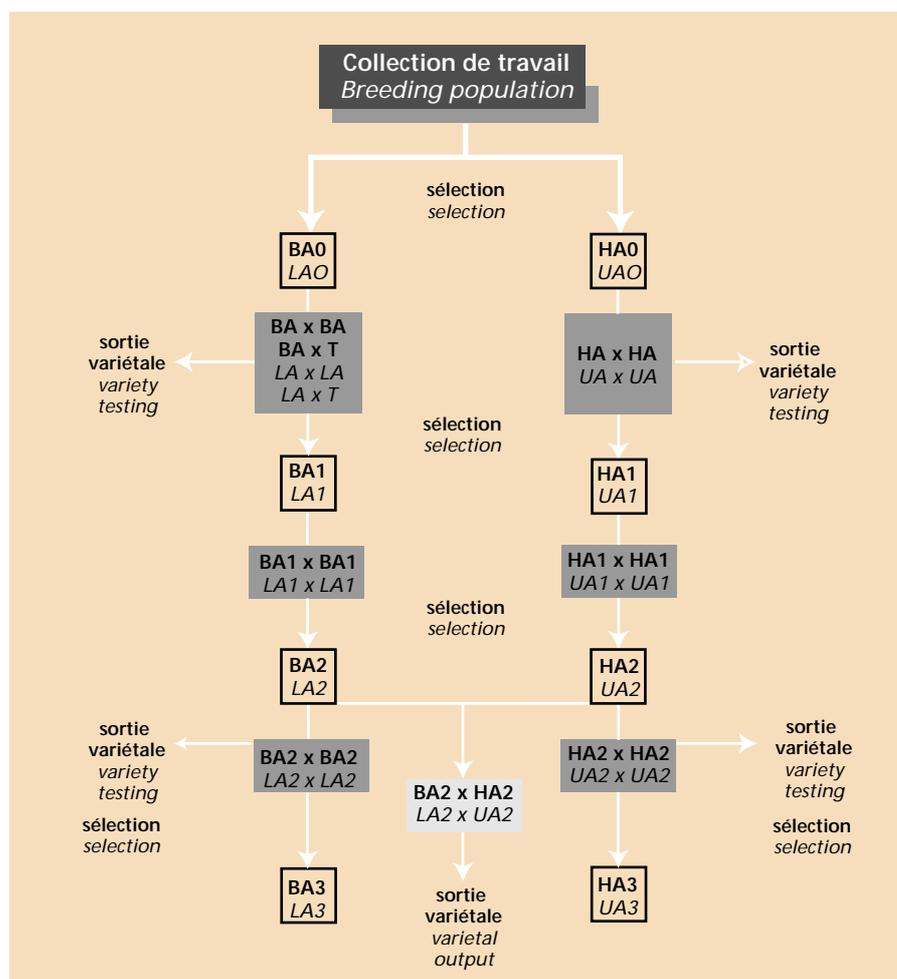


Figure 3. Schéma de sélection récurrente en Côte d'Ivoire. / Recurrent selection scheme in Côte d'Ivoire.

(7) Cirad : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

D. Paulin



Récolte à Divo (Côte d'Ivoire). / Harvesting at Divo (Côte d'Ivoire).

rapport aux populations locales. Cependant, le niveau de résistance aux maladies et l'homogénéité doivent être améliorés.

Grâce à la caractérisation et à l'évaluation accrue des collections, l'exploitation de la diversité génétique devrait s'intensifier. Avec l'utilisation des marqueurs moléculaires, une meilleure connaissance des distances génétiques précisera les liaisons entre distances, entre géniteurs et valeur des hybrides, tant en intergroupe qu'en intragroupe. Le niveau d'hétérozygotie des géniteurs pourra être également pris en compte pour améliorer l'homogénéité des hybrides. La prédominance de l'aptitude générale à la combinaison pour de nombreux caractères, sera mise à profit pour cumuler des gènes impliqués dans les caractères quantitatifs par des recombinaisons. La mise en évidence de marqueurs moléculaires liés aux caractères d'intérêt agronomique (QTL) pourrait permettre dans un avenir relativement proche d'améliorer l'efficacité de la sélection (sélection assistée par marqueurs).

Certains centres de recherche utilisent actuellement de nouvelles stratégies d'amélioration. La sélection de clones au sein des familles hybrides devrait apporter des gains génétiques rapides, en particulier pour la résistance aux maladies et l'homogénéité. La technique de multiplication *in vitro*, si l'embryogenèse somatique se confirme comme fiable, permettra de diffuser rapide-

ment des clones performants sous forme de plants orthotropes. L'amélioration des populations par sélection récurrente assurera des gains génétiques significatifs à long terme. Pour répondre à la demande spécifique en cacao fin, la revalorisation et l'amélioration génétique des populations traditionnelles Criollo, Nacional et Trinitario sont actuellement à l'ordre du jour. L'objectif est précisément d'améliorer les aptitudes agronomiques de ces cacaoyers, tout en conservant les caractères de qualité aromatique. Les caractères recherchés pourraient être introduits par rétrocroisements avec des génotypes d'origine HA.

Peu de centres de recherche dans le monde sont capables, actuellement, de maintenir un programme de sélection de longue durée. La conjoncture économique du cacao, plutôt défavorable durant la dernière décennie, en est certainement la cause. Aujourd'hui cependant, la situation se montrant plus favorable, on assiste à un regain d'intérêt pour l'amélioration génétique du cacaoyer. Les relations entre les sélectionneurs du cacaoyer se sont accrues grâce à la création, en 1994, d'INGENIC (*International group for the Genetic Improvement of Cocoa*), une association internationale de généticiens du cacaoyer. Elle devrait stimuler la coopération internationale dans le domaine de l'amélioration génétique du cacaoyer. ■

■ Histoire de la cacaoculture

Le cacaoyer Criollo a été cultivé, dès la préhistoire, au Mexique et en Amérique centrale. Les Mayas le domestiquèrent pour consommer ses fèves et s'en servir comme monnaie d'échange. Dès le début du XVII^e siècle, la culture s'étendit aux Caraïbes (Jamaïque, Haïti, Trinidad) et à l'Amérique du Sud (Venezuela). Les colons espagnols exportèrent cette culture en Indonésie en 1560 et aux Philippines en 1670. Au XVIII^e siècle, au Brésil, la culture des Forastero, établie dans l'Etat de Para, s'étendit à Bahia, où elle se développa considérablement. En Equateur, des cacaoyers d'origine locale, de type Nacional, furent exploités dès la fin du XVII^e siècle, et ce pays devint alors le plus grand pays producteur durant tout le XIX^e siècle. Entre 1822 et 1878, des Forastero, puis des Trinitario, furent introduits en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale par les Portugais depuis l'Amérique du Sud. La culture prit un essor spectaculaire au Cameroun et au Nigeria (Trinitario), au Ghana et surtout en Côte d'Ivoire (Forastero Amelonado) qui reste aujourd'hui le premier pays producteur au monde. La cacaoculture en Asie s'est développée tardivement, mais de façon très rapide, à partir de la fin du XIX^e siècle, en Indonésie (Java et Sumatra) avec des cacaoyers Criollo, puis Forastero, et en Malaisie (Sabah) depuis les années 50, avec des cacaoyers Forastero Amelonado et Hauts-Amazoniens. L'extension de la cacaoculture dans le monde s'est faite d'Ouest en Est avec des cycles productifs successifs touchant tour à tour l'Amérique, l'Amérique du Sud, l'Afrique et aujourd'hui l'Asie du Sud-Est. Cette évolution s'est accompagnée du déclin de la principale zone de production que fut l'Amérique centrale jusqu'au XVIII^e siècle (Jarrige et Ruf, 1990).

Bibliographie / References

- ALVIM P. de T., 1975. Cocoa research in Brazil. *Cocoa Grower's Bull.* 23 : 18-24.
- BARTLEY B.G., 1981. The status of genetic resistance in cacao to *Crinipellis perniciosa* (Stabel) Singer. *In* : VI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Caracas, Venezuela, nov. 1977. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 56-59.
- BESSE J., 1977. La sélection générative du cacaoyer en Côte d'Ivoire : bilan et orientation des recherches en 1975. V^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Ibadan, Nigeria, 1-9 sept. 1977. Ibadan, Nigeria, Cocoa Research Institute, p. 95-103.
- BERRY D., CILAS C., 1994. Etude génétique de la réaction à la pourriture brune des cabosses de cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) issu d'un plan de croisements dialèles. *Agronomie* 14 (9) : 599-609.
- BLAHA G., LOTODÉ R., 1976. Un critère primordial de sélection du cacaoyer au Cameroun : la résistance à la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora palmivora*). Variations des réactions à la maladie en liaison avec les données écologiques et l'état physiologique des fruits. *Café Cacao Thé* 20 (2) : 97-116.
- CILAS C., PAULIN D., 1994. Estimation de paramètres génétiques pour quelques caractères chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 443-447.
- CLAPPERTON J., YOW S., CHAN J., LIM D., LOCKWOOD R., ROMANCZYK L., HAMMERSTONE J., 1994. The contribution of genotype to cocoa (*Theobroma cacao* L.) flavour. *Trop. Agr.* (71) : 303-308.
- CLÉMENT D., SOUNIGO O., N'GORAN J.A.K., ESKES A.B., 1994. Amélioration génétique du cacaoyer en Côte-d'Ivoire : présentation d'un nouveau schéma de sélection. *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 451-456.
- DESPRÉAUX D., CLÉMENT D., PARTIOT M., 1989. La pourriture brune des cabosses de cacaoyer au Cameroun : mise en évidence d'un caractère de résistance au champ. *Agronomie* 9 : 683-691.
- ESKES A.B., PAULIN D., CLÉMENT D., N'GORAN J.A.K., SOUNIGO O., LACHENAUD P., CILAS C., BERRY D., YAGMPAM A., 1995. Selection methods applied and genetic knowledge generated in cocoa breeding in Côte d'Ivoire and Cameroun. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies, Kuala Lumpur, Malaisie, 20-21 oct. 1994. Reading, Grande-Bretagne, INGENIC, p. 41-56.
- FALQUE M., 1994. Fécondation et développement des fruits et des graines chez le cacaoyer *Theobroma cacao* L. Thèse, Institut national polytechnique, Toulouse, France, 177 p.
- FREEMAN W.E., 1968. Some aspects of the cocoa breeding programme. *Proc. Agric. Soc. Trin. Tobago* 69 : 1-15.
- JARRIGE F., RUF F., 1990. Comprendre la crise du cacao. *Café Cacao Thé* 34 (3) : 213-229.
- KEANE P.J., PRIOR C., 1991. Vascular Streak Dieback of Cocoa. Oxon, Grande-Bretagne, International Mycological Institute, *Phytopathological papers* (33), 39 p.
- LACHENAUD P., 1991. Facteurs de la fructification chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Thèse, Institut national agronomique, Paris-Grignon, France, 188 p.
- LANAUD C., RISTERUCCI A.M., N'GORAN J.A.K., CLÉMENT D., FLAMENT M.H., LAURENT V., 1995. A genetic linkage map of *Theobroma cacao* L. *Theor. Appl. Genet.* (sous presse)
- LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1994. Genetic diversity in cocoa revealed by cDNA probes. *Theor. Appl. Genet.* 88 : 193-198.
- LAWRENCE J.S., 1978. Evaluation of methods for assessing resistance of *Theobroma cacao* cultivars and hybrids to *Phytophthora palmivora* Bulter. *Technical Bulletin CEPEC/CEPLAC* (62) : 47.
- LECERTEAU E., CROUZILLAT D., PÉTIARD V., 1994. Evaluation de la diversité génétique de *Theobroma cacao* par les techniques de détection d'ADN polymorphe amplifié au hasard (RAPD) et de polymorphisme de longueur des fragments de restriction de l'ADN (RFLP). *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 337-344.
- LIABEUF J., 1968. Etat des travaux effectués pour la sélection du cacaoyer au Cameroun et perspectives d'avenir. II^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Bahia, Brésil, 19-26 nov. 1967. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 86-92.
- LOCKWOOD G., PANG J.T.Y., 1993. Utilisation of cocoa germplasm in breeding for yield. *In* : International workshop on conservation, characterisation and utilisation of cocoa genetic resources in the 21st century, Port of Spain, Trinidad, 13-17 sept. 1992. Saint-Augustine, Trinidad, Cocoa Research Unit, p. 198-215.
- LOCKWOOD G., PANG J.T.Y., 1994. Additive inheritance of yield in cocoa. XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 415-423.
- LOCKWOOD G., ESKES A.B., 1996. Relationship between cocoa variety and quality. *Rencontres cacao*, Montpellier, 30 juin 1995. Montpellier, France, CIRAD-CP (à paraître).
- LOPEZ BAEZ O., 1993. Embryogenèse somatique de plantes de cacaoyer *Theobroma cacao* L. à partir de pièces florales. Thèse, école nationale supérieure agronomique, Rennes, France, 137 p.
- MOSSU G., 1984. Les hybrides de cacaoyers en Côte d'Ivoire : origine et comportement. Actions prioritaires et perspectives d'avenir en sélection. IX^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Lomé, Togo, 12-18 fév. 1984. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 252-262.
- N'GORAN J.A.K., LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1994. Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. *Heredity* 73 : 589-597.
- NYA NGATCHOU J., 1985. Etat d'avancement des travaux de génétique et d'amélioration du cacaoyer au Cameroun. *In* : VII^e conférence internationale de la recherche cacaoyère, Lomé, Togo, 12-18 fév. 1984. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 507-511.
- NYASSE S., BLAHA G., CILAS C., 1994. Pathogénie de *Phytophthora megakarya* et son implication pour la mise au point d'un test précoce de sensibilité. *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1994. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 83-90.
- PAULIN D., MOSSU G., LACHENAUD P., CILAS C., 1993. La sélection du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Analyse du comportement de soixante-deux hybrides dans quatre localités. *Café Cacao Thé* 37 (1) : 3-20.
- PAULIN D., MOSSU G., LACHENAUD P., ESKES A.B., 1994. Genetic analysis of a factorial crossing scheme with cocoa hybrids tested in four locations in Ivory Coast. *In* : International cocoa conference: challenge in the 90's, Kuala Lumpur, Malaisie, 25-28 sept. 1991. Kuala Lumpur, Malaisie, Malaysian Cocoa Board, p. 73-83.
- SOUNIGO O., N'GORAN J.A.K., COULIBALY N., CLÉMENT D., LACHENAUD P., 1994a. Evaluation de clones de cacaoyers pour la productivité, la résistance aux mirides et la résistance à la pourriture des cabosses. *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 375-382.
- SOUNIGO O., LANAUD C., LACHENAUD P., BASTIDE P., 1994b. Etude du comportement en croisement de quatorze haploïdes doublés de cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire. *In* : XI^e conférence internationale sur la recherche cacaoyère, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 18-24 juillet 1993. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 437-442.
- THRESH J.M., OWUSU G.K., BOAMAH A., LOCKWOOD G., 1988. Ghanian cocoa varieties and swollen shoot virus. *Crop Prot.* 7 : 219-231.
- TOXOPEUS H., 1970. Establishment ability of cocoa progenies in Nigeria. *Euphytica* 19 : 327-333.
- WOOD G.A.R., LASS R.A., 1989. Cocoa. 4^e édition. Londres, Grande Bretagne, Longman, Tropical Agriculture Series, 620 p.

Cocoa: breeding strategies

Paulin D., Eskes A.B.

CIRAD-CP, BP 5035, Montpellier Cedex 1, France

Increasing resistance to diseases and insects: black pod, witch's broom, pod borer, etc. and improving quality are the current challenges for this important traditional crop.

Cocoa, *Theobroma cacao* L., originated from the rainforests of Tropical America. Cultivation expanded from the 19th century onwards, following the invention of a press to extract cocoa butter from beans, enabling chocolate production. When the plant was introduced in Africa, at the start of the 20th century, world cocoa production really took off: from 115,000 t, it now totals 2.5 million t of merchantable cocoa, i.e. a value of some 3 thousand million dollars. Africa (Côte d'Ivoire, Ghana) produces 60%, Asia (Malaysia, Indonesia) 20% and America (Brazil) 20%. Some countries such as Ecuador, Trinidad, Colombia, Venezuela, Mexico, Indonesia and Papua New Guinea also sell a more aromatic cocoa known as fine cocoa (around 5% of world production) (map).

Cultivation

Most cocoa growing zones have developed on cleared forest land, with some forest trees kept to provide shade. However, controlled shade can be installed by planting leguminous shade trees after felling the whole forest. Growing in full sunlight, a more recent development, ensures higher yield but calls for more regular phytosanitary treatments. In the first few years, cocoa is often intercropped with food crops. Cocoa is particularly sensitive to changes in its ecological environment. Replanting is often difficult, and cocoa generally has been a pioneer front crop (Jarrige and Ruf, 1990). The production structures vary:

- in Africa, they are family-owned farms covering less than 5 ha;
- in America, family-owned smallholdings can cover around 20 ha, but there are also large estates in Ecuador, Brazil, Costa Rica and Trinidad;
- in Asia (Malaysia, Indonesia, Papua New Guinea), where cocoa growing has only developed recently, private or state-owned estates and smallholdings exist side by side.

The hazards of cocoa growing

Cocoa is particularly sensitive to pests and diseases, which often limit yield. The main diseases are fungal:

- black pod (*Phytophthora* spp.) is spread worldwide. The most harmful species, *P. megakarya*, can cause yield losses of over 50% in Central Africa;
- witches' broom (*Crinipellis perniciosus*), which is found throughout the Caribbean and South America, causes the uncontrolled proliferation of branches and flower cushions and destroys the seeds in the young fruits;
- *Ceratocystis* wilt (*Ceratocystis fimbriata*) is also found in some American countries. It is a wilting disease that eventually kills the tree;
- vascular streak dieback, or VSD, (*Oncobasidium theobromae*) is widespread in Southeast Asia. It causes leaf fall and kills the branches;
- swollen shoot, the only known virus disease, is characterized by the swelling of the stems, and can kill the tree. It is found in Nigeria, Ghana and Togo.

The most common insect pests are sucking insects, particularly mirids (*Sahlbergella* sp., *Distantiella* sp. and *Helopeltis* sp.), which attack young shoots and pods. They cause considerable damage in Africa and Asia. In Southeast Asia, a pod borer (*Conopomorpha cramerella*) causes substantial fruit losses (Wood and Lass, 1989).

The mean yield recorded in most countries (500 kg/ha) are well below those obtained at experimental stations, partly due to the substantial heterogeneity of plantations and the use of planting material of uncontrolled origin. The economic life span of a plantation varies from 20 to 40 years. Upkeep is halted in old plantings, which are gradually abandoned in favour of new plantings. The search for ways of rejuvenating or replacing old plantings with new varieties is therefore a major challenge.

Genetic resources and population structures

There are some twenty wild *Theobroma* species on the American continent, but only

T. cacao is grown for the chocolate industry. The Upper Amazon Basin is assumed to be the centre of origin and of primary diversity of the *T. cacao* species and Central America its centre of domestication. There are three main genetic groups: Forastero, Criollo and Trinitario. The distinction between these groups is based on their geographical origin and on the morpho-logical characteristics of their pods and beans.

The Forastero group, which currently accounts for over 80% of world cocoa production, comes from the Amazon Basin. There are two origins, Upper Amazon and Lower Amazon, with graduated variability between the two. The Lower Amazon (LA) varieties are traditionally grown in Brazil and West Africa. Due to their vigour, precocity and relative resistance to certain pathogens, the Upper Amazon (UA) varieties, which were collected more recently and vary substantially, are often used in breeding programmes.

The Criollo group, which includes primitive varieties domesticated by the American Indians, produces cocoa with good organoleptic qualities (fine cocoa). These varieties are not very widely grown nowadays, as they are generally not very vigorous and are susceptible to insects and fungus diseases.

The Trinitario group comprises hybrids of the above two groups. Most of the recorded genotypes are of cultivated origin. They have widely varying agronomic and technological characteristics. Due to their high vigour and good bean quality, they have been distributed in numerous countries.

Wide genetic diversity

Over 7,300 original genotypes, including more than 2,800 originally wild species, are recorded worldwide. The largest collections are in Trinidad, Brazil, Costa Rica, Ecuador, Ghana, Côte d'Ivoire and Malaysia. Several surveys since 1940 have collected original Forastero populations: in Peru, Ecuador, Brazil and Colombia, and more recently in French Guiana, between 1987 and 1995. The characterization and evaluation of this material are still largely incomplete, and few

(1) RFLP: DNA (Desoxyribonucleic acid) Restriction Fragment Length Polymorphism.

(2) RAPD: Random Amplified Polymorphic DNA Detection.

wild clones are currently used in breeding programmes.

Genetic diversity has been studied using molecular markers (RFLP⁽¹⁾ and RAPD⁽²⁾). The genetic structure detected by these markers generally corresponds to the geographical structure of the species (Laurent *et al.*, 1994). The substantial diversity amongst UA is confirmed (figure 1) (N'goran *et al.*, 1994; Lecerteau *et al.*, 1994). The diversity of local populations is less well known, but each group has a degree of variability, with some original local populations such as Porcelana from Venezuela or the wild cocoa trees collected in French Guiana.

Molecular biology tools have also enabled mapping of the cocoa genome, identifying 193 loci (5 isoenzyme markers, 160 RFLP markers and 28 RAPD markers). The map can now be used to locate genes of agronomic value. Work is under way to identify QTL⁽³⁾ for black pod resistance and bean size (Lanaud *et al.*, 1995).

Breeding criteria

One of the main cocoa breeding objectives nowadays is improved resistance to parasites. Chemical control is not always effective and entails high costs for growers. Sources of resistance have been identified for black pod, witches' broom and VSD. Significant progress is expected in terms of varietal resistance, using new and more efficient selection methods.

Disease resistance

The variability of true resistance to black pod was detected by inoculating pods, leaves or young stems (Blaha and Lotodé, 1976; Lawrence, 1978). However, observations of black pod rates in the field can give different classifications from those obtained by artificial inoculation. These differences may be linked to varying pod ripening times and fruiting periods. An artificial inoculation test on leaves is currently being studied, to evaluate true resistance (Nyasse *et al.*, 1994).

The level of susceptibility to witches' broom of certain cocoa populations has been estimated by field observations, and artificial inoculation tests have been used in the nursery (Bartley, 1981). An inoculation test on leaves is currently being tried out in Trinidad, and has already given promising results (Ducamp, personal communication).

For VSD, resistance sources were identified by field observations after natural inoculation,

but no artificial inoculation tests have been developed yet (Keane and Prior, 1991). However, resistant commercial varieties are already available.

Resistance to insects

Susceptibility to mirids is taken into account in the Idefor⁽⁴⁾ breeding programme in Côte d'Ivoire. A note is attributed, estimating the intensity and extent of damage and the ability of affected zones to regenerate. However, this type of scoring system cannot differentiate between preference, resistance and tolerance. Preference tests have been carried out in the laboratory, and revealed differences in susceptibility and preference between UA, Amelonado and Trinitario types.

No effective source of resistance to pod borer has yet been detected in Asia.

Yield

Cocoa trees begin to bear at between two and five years of age. Dry cocoa yield (weight of fermented, dried beans per hectare) per plantation are calculated by totalling five to six years of peak production. In general, ripe, healthy, rotten and pest-damaged pods are counted and the healthy pods weighed. A «pod index» is also determined: the number of pods needed to obtain one kilo of dry cocoa beans.

Vigour

Vigour is measured by the increase in stem diameter on young trees and by stem girth on adult trees. The yield vigour ratio can be used to express the relationship between vegetative development and yield (yield efficiency). This variable is important when selecting individuals plants in heterogeneous stands.

Quality

Hybrid breeding programmes take account of bean size and butter content. Flavour quality is more difficult to determine, as it depends heavily on post-harvest processing. The basic flavours (cocoa flavour, bitterness, astringency, acidity) and specific tastes are evaluated by liquor tastings. A recent study showed that genotype has a marked influence on the organoleptic characteristics and that aroma potential is heritable. Differences in cocoa and fruity flavours have been demonstrated between UA Forastero and certain Trinitario varieties (Clapperton *et al.*, 1994). Unlike for the physical characters of the beans, there is no reliable information that would enable the integration of these organoleptic characters into a selection index, as consumer preferences varie from one

■ The plant

Cocoa is a diploid species belonging to the Sterculiaceae family. The tree is grown from seed, and comprises an orthotropic axis that produces several successive canopies from about eighteen months onwards, each with five plagiotropic branches. Vegetative propagation is possible by cuttings or by grafting orthotropic and plagiotropic wood. *In vitro* multiplication of cocoa has not yet been mastered, although progress has been made in somatic embryogenesis using floral tissues (Lopez Baez, 1993). The flowers are small, very numerous on the trunk and branches, and hermaphrodite. The pollen is only viable for 48 hours. Only 5% to 10% of the flowers are insect-pollinated. There is gameto-sporophytic incompatibility, and self-compatibility varies depending on the population. The allogamy rate varies, depending on the environment, but can generally be estimated at 75%. Pollination intensity and nutrition affect pod setting and filling (Falque, 1994; Lachenaud, 1991). Fruit production begins two to three years after planting, and the harvesting period, generally spread over the year, depends on the climatic conditions. Bean size, shell percentage, butter content and butter hardness govern the technological value of merchantable cocoa, whereas its organoleptic quality depends on its genetic origin and on post-harvest processing (fermentation, drying and roasting).

country to another (Lockwood and Eskes, 1996).

Genetic parameters

The different genetic parameters relating to the characters to be improved have been estimated by carrying out factorial and diallel crossing plans. For most of the characters studied, the main genetic effects were additive. Dominance effects, which were generally less significant, existed for vigour, bean size and yield. Yield can be positively correlated to early vigour (Paulin *et al.*, 1994). There was marked environmental variance for the main selection criteria (20 to 78%) in the single-tree plot designs (Eskes *et al.*, 1995).

Narrow sense heritability, estimated from individual tree data, was moderate for black pod resistance (0.35) and yield (0.30), low for adult tree vigour (0.15) and very low for insect resistance (Cilas et Paulin, 1994). The heritability of bean size was high (0.65), and

(3) QTL: Quantitative trait loci.

(4) Idefor: *Institut des Forêts* (Côte d'Ivoire).

that of butter content and fruity flavour was moderate (Lockwood and Eskes, 1996).

The genotype-environment interaction affected yield, vigour and black pod incidence, but the hybrid classifications for the different sites in Côte d'Ivoire were generally stable. On another level, the best UA parents, selected in Trinidad, also performed well in crosses in many other countries, indicating some stability as well.

Early results from Trinidad indicated lack of correlation between clonal behaviour and offspring. However, the additive effects of most characters suggest that significant correlations between genotypic and phenotypic values may be found. In Côte d'Ivoire, this seemed to be the case for black pod in the field, but there was no significant correlation for yield, vigour or mirid tolerance. Vegetative vigour of the parents seemed to be negatively correlated to yield efficiency in the progenies (Sounigo *et al.*, 1994a). Recent results from Malaysia revealed a strong correlation between clonal value and combining ability for several characters, including yield (Lockwood and Pang, 1994). These contrasting results might be explained by the different genetic make up of the populations under study (Eskes *et al.*, 1995).

Breeding methods

Cocoa breeding programmes began in 1930 in Trinidad and Nigeria, followed by most other producing countries in the 1940s. Mass selection of clones and hybrid selection were the most widely used methods. Most selected varieties were mixtures of bi-parental crosses. Certain countries, such as Trinidad, Ecuador, Venezuela, Indonesia and Cameroon (table), have distributed clones.

Clone selection

The first clonal selection programme was implemented in Trinidad using Trinitario and Criollo populations. The best of the ICS⁽⁵⁾ clones were distributed to growers in the 1940s, as rooted cuttings. Individuals bred for resistance to witches' broom, obtained by crossing UA and ICS varieties, were subsequently cloned and distributed (TSH⁽⁶⁾ clones) (Freeman, 1968).

The first step in the breeding programmes in Côte d'Ivoire and Cameroon was clonal selection in local Amelonado (LA) and Trinitario populations.

In Côte d'Ivoire, clone trials have shown that UA clones generally perform best, followed by local Amelonado clones and then

Trinitario clones, which are more susceptible to mirids. The best clones produce 1.8 to 2 t per hectare (Sounigo *et al.*, 1994a).

In Cameroon, the aim was to distribute rapidly local clones, selected for the following criteria: yield of over 2 kg of dry cocoa/year, low susceptibility to black pod and mirids and suitability for multiplication by cuttings. Thirty-five clones were distributed as plagiotropic cuttings between 1957 and 1968. The field results were disappointing, due to high mortality rates amongst young trees.

Since the 1980s, there has been renewed interest in clonal selection, mainly in Malaysia, where budded plants are used commercially.

Hybrid breeding

In Trinidad, the first hybrids bred from selected ICS clones failed to give good agronomic results. These clones were crossed with UA Forastero genotypes collected in 1930-1940, which had better witches' broom resistance. The progenies obtained performed better, and the positive results obtained with hybrids between clones from different genetic groups formed the basis for most breeding programmes worldwide.

In Brazil, following mass selection of local LA Forastero material, these clones were crossed with UA Forastero and Trinitario material from 1963 onwards (Alvim, 1975). These hybrids were widely distributed. Little use has yet been made in hybridization programmes of the large numbers of Amazon genotypes collected in this country in the 1970s and 80s.

In Ghana and Nigeria, the local selections of LA Forastero (Amelonado) and Trinitario clones were highly susceptible to swollen shoot. Populations of more resistant UA genotypes (F2 and F3) were distributed in the 1950s and 60s. The hybrids between UA and Amelonado varieties were selected for their greater uniformity and tolerance to swollen shoot and black pod. For some twenty years now, UA x UA hybrids have been selected and distributed, due to their increased resistance to swollen shoot (Toxopeus, 1970; Thresh *et al.*, 1988).

In Malaysia, Amelonado and then Trinitario and UA material was introduced from Ghana. Hybrids obtained by crossing UA and Trinitario and crosses between UA were distributed for their better yield and resistance to VSD.

In Côte d'Ivoire, the first hybrids were created in 1957 by crossing UA clones selected locally (UPA) with local Trinitario or Amelonado clones, chosen for their phenotypic value. Hybrid trials confirmed the

superiority of the crosses between clones from different groups already observed in other countries. From 434 crosses carried out, 12 hybrids were selected and distributed to growers from 1975 onwards, in the form of seeds produced in bi-clonal seed gardens. Generally speaking, the hybrids obtained by crossing with an Amelonado parent were superior to those with a Trinitario parent. In experimental plots, these hybrids yielded 1.8 to 2.4 t/ha. Their precocity, vegetative vigour and greater establishment ability in the field, give these trees a significant advantage over Amelonado materials. A second crossing programme was launched in 1979: 122 hybrids, including 63 UA x Amelonado type, were evaluated and 34 were planted in confirmation trials in 1988. The best hybrids produce between 2.5 and 3 t/ha (figure 2), compared to around 1 t for Amelonado. These hybrids have better technological characteristics compared to the Amelonado material as far as bean size and butter content are concerned (Besse, 1977; Mossu, 1984; Paulin *et al.*, 1993).

The fact that the parents are heterozygous leads to heterogeneous progenies and variable inheritance of the selected characters. Obtaining haploids from clones reputed to be good parents should make it possible to fix favourable alleles in a homozygous state. The use of homozygous parents has been envisaged, and a programme to find spontaneous haploids was implemented in Côte d'Ivoire from 1970 onwards. A limited number of such haploid genotypes from two UA clones were diploidized (DH) and evaluated as parents. The variation for agronomic characters of the DH x DH hybrids was similar to that of conventional hybrids, but bean size was more homogeneous. However, this method is limited, as the artificial induction of haploids has not yet given satisfactory results (Sounigo *et al.*, 1994b).

In Cameroon, clone selection has been abandoned in favour of hybrid selection. As in Côte d'Ivoire, the genotypes selected in clonal trials were used as parents in the hybrid selection programme, which began in 1959. Three hundred and fifty crosses were carried out between local Trinitario (SNK), introduced Trinitario (ICS) and UA (UPA) material. Varietal trials revealed that hybrids with a UA parent were superior. In the 1970s, 11 cross-combinations between UA and Trinitario varieties were selected for yield and distributed in the form of seeds produced in bi-clonal seed gardens (Liabeuf, 1968; Nya Ngatchou, 1985). As the main problem in Cameroon is black pod, caused by *Phytophthora megakarya*, particular efforts

(5) ICS: Imperial College Selection.

(6) TSH: Trinidad Selection Hybrid.

were made to evaluate resistance to this disease. Around a hundred clones were classified by artificial pod inoculation (Blaha and Lotodé, 1976). The heritability of field resistance was studied in a diallel crossing scheme, which showed that pod ripening time may also be a component of field resistance (Despréaux *et al.*, 1989; Berry and Cilas, 1994).

The substantial variability observed in full-sib families can be used to optimize genetic gains. Selecting individuals amongst progenies takes account of the non-additive part of the genetic variance component. In both Cameroon and Côte d'Ivoire, large numbers of hybrid trees are being observed. Combined individual-family selection according to indices based on estimates of the genetic value for yield, vigour, canopy size and susceptibility to black pod is currently being carried out in Cameroon and is due to be launched shortly in Côte d'Ivoire. Substantial progress is expected for certain characters such as black pod resistance (Cilas and Paulin, 1994). The individuals selected can either be vegetatively propagated or used as new parents.

Recurrent selection

Conventional clone hybrid selection has its limitations, since it does not ensure consistent genetic progress, and the improvement of quantitative characters such as disease resistance is not very effective. To increase the frequency of genotypes that combine several favourable genes, it has been suggested to improve base populations by recurrent selection. A scheme of this type was launched by Cirad⁽⁷⁾ and Idefor in Côte d'Ivoire in 1990, using LA and Trinitario (UA-0) and UA (UA-0) as base populations. The parents were chosen for their phenotypic/genotypic value and representativeness of the genetic diversity within the groups. The Trinitario materials are being used to introduce quality genes into the LA Forastero population. In the first phase, two recurrent selection cycles should lead to the creation of improved populations. Combined individual-family selection will be applied. Right from the first cycle, this scheme will permit variety selection (hybrids or clones) obtained within each population. Reciprocal recurrent selection between the two populations will then be started. During this phase, the possibility of producing between-population hybrids will also be looked at, since this would make use of any heterosis

■ History of growing cocoa

The Criollo group was grown in prehistoric times in Mexico and Central America. The Mayas domesticated it to use its beans both for consumption and as currency. At the start of the 17th century, its cultivation spread to the Caribbean (Jamaica, Haiti, Trinidad) and South America (Venezuela). Spanish settlers exported the crop to Indonesia in 1560 and the Philippines in 1670. In the 18th century, in Brazil, Forastero cultivation, which had initially been concentrated in Para State, spread to Bahia and developed rapidly. In Ecuador, a local cocoa type, «Nacional», was grown as early as the end of the 17th century, and the country was the world's largest producer throughout the 19th century. Between 1822 and 1878, Forastero and then Trinitario trees were introduced in West and Central Africa from South America by the Portuguese. The crop expanded spectacularly in Cameroon and Nigeria (Trinitario), in Ghana and above all in Côte d'Ivoire (Amelonado Forastero), which is now the world's largest producer. Cocoa cultivation in Asia developed late, but very rapidly, from the turn of the century in Indonesia (Java and Sumatra), with Criollo and then Forastero varieties, and then in Malaysia (Sabah) from the 1950s onwards, with Amelonado and Upper Amazon Forastero varieties. World cocoa growing thus spread from West to East, with boom periods in America, South America, Africa and now Southeast Asia. At the same time, production in Central America, which had been the main zone until the 18th century, declined steadily (Jarrige and Ruf, 1990).

effect expressed by this type of crosses (figure 3). The crossing schemes applied in the first cycle are diallel and factorial; in subsequent cycles, partial crossing schemes will be applied to increase the chances of recombination and prevent genetic erosion (Clément *et al.*, 1994; Eskes *et al.*, 1995).

Bal Plantations in Sabah, Malaysia, is currently also developing a genetic improvement programme based on recurrent selection. The programme consists in alternating clone trials and progeny trials, using factorial crossing schemes between UA genotypes. The planned varietal outputs are clones (grafted plants), and also hybrids (seeds). The best first-cycle hybrids have proved to be 20 to 50% more productive than the controls. Interesting information has already been obtained about the genetic parameters of the UA population: significant correlations between phenotypic and genotypic values and predominance of general combining ability (Lockwood and Pang, 1993; Lockwood and Pang, 1994).

Conclusion and prospects

The most widely used cocoa breeding method is still selection of bi-parental crosses (hybrids). The hybrid varieties producing bulk cocoa that have been bred over the past thirty years or so have proved suitable for most regions, particularly pioneer production regions. For field establishment, precocity and yield, this breeding method has generally resulted in a substantial improvement compared to local populations. However, disease resistance and homogeneity still need to be improved.

Characterizing and evaluating collections in greater detail should enable more effective use of genetic diversity. With the use of molecular markers, it may be possible to identify links between genetic distances between parents and the value of the hybrids, be they «between-group» or «within-group». The level of hetero-zygosity of the parents could also be taken into account to improve hybrid homogeneity. The predominance of general combining ability for many characters can be used to accumulate the genes involved in quantitative characters, through recombinations. The detection of molecular markers linked to agronomically valuable characters (QTL) could make breeding more effective in the near future (marker-assisted selection).

Certain research centres are currently using new breeding strategies. Clone selection within hybrid families should ensure rapid genetic progress, particularly for disease resistance and homogeneity. If somatic embryogenesis were to prove reliable, *in vitro* multiplication will permit that superior clones can be distributed rapidly as orthotropic plants. Improving populations by recurrent selection will ensure substantial genetic progress in the long term. In response to the specific demand for fine cocoas, the revalorization and genetic improvement of traditional Criollo, Nacional and Trinitario populations are also on the agenda. The aim is to improve the agronomic properties of these varieties, whilst maintaining their flavour quality characters. Desired characters could be introduced by backcrossing with genotypes of UA origin.

(7) CIRAD: Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

Few research centres worldwide are currently capable of maintaining a long-term breeding programme. The current economic situation in the cocoa sector, which has been unfavourable for the past decade or so, is

largely responsible for it. However, this situation may improve and there is now renewed interest in cocoa genetic improvement. The links between cocoa breeders were strengthened by the creation in

1994 of INGENIC, the International Group for the Genetic Improvement of Cocoa, which should stimulate international cooperation on cocoa breeding. ■

Résumé

L'amélioration génétique du cacaoyer débute par la domestication des Criollo en Amérique centrale. Ils sont progressivement remplacés par les sélections de Trinitario, puis par les Forastero, plus résistants aux maladies et aux insectes. En 1940, des croisements entre Forastero, prospectés en Haute-Amazone, et d'autres groupes génétiques, ont mis en évidence des gains significatifs de précocité et de productivité. Des hybrides entre groupes génétiques différents sont alors largement vulgarisés. Depuis les années 80, l'hybridation entre haploïdes doublés, le choix des géniteurs d'après les paramètres génétiques, la sélection récurrente et la sélection sur index d'individus dans les meilleurs descendances, sont mises en oeuvre. Les marqueurs moléculaires (RFLP et RAPD) ont mieux éclairé la diversité génétique et permis de cartographier le génome. La résistance aux maladies et aux insectes, ainsi que la qualité sont actuellement les objectifs majeurs. Une évaluation efficace du matériel génétique, la sélection récurrente, la sélection assistée par marqueurs et la micropropagation pourraient contribuer à les atteindre.

Abstract

Genetic improvement of cocoa began with the domestication of Criollo varieties in Central America. They were gradually superseded by Trinitario selections, then by Forastero trees, which have better disease and insect resistance. In 1940, crossing Forasteros from a survey in Upper Amazonia with other genetic groups resulted in substantial increases in precocity and productivity. Hybrids between different genetic groups were distributed widely. Since the 1980s, there has been a move towards hybridizing double haploids, choosing parents based on genetic parameters, recurrent selection and index selection of individuals amongst the best progenies. Molecular markers (RFLP and RAPD) have provided a clearer picture of genetic diversity and enabled genome mapping. Resistance to diseases and insects and improved quality remain major breeding objectives. More efficient evaluation of germplasm, recurrent selection, marker-assisted selection and micropropagation may contribute to solving these problems.

Resumen

El mejoramiento genético del cacao empieza por la domesticación de los Criollo en América central. Se sustituyen progresivamente por las selecciones locales de Trinitario, y luego por los Forastero, más resistentes a las enfermedades y a los insectos. En 1940, cruzamientos entre Forastero, prospectados en Alta Amazonia, y otros grupos genéticos, evidenciaron ganancias significativas de precocidad y de productividad. Entonces, se divulgaron ampliamente híbridos entre grupos genéticos diferentes. Desde los años 80, se pusieron en ejecución la hibridación entre haploides doblados, la selección de los genitores según los parámetros genéticos, aplicándose la selección recurrente e índices de selección de individuos en las mejores descendencias. Los marcadores moleculares (RFLP y RAPD) han aclarado mejor la diversidad genética y permitido realizar mapas del genoma. La resistencia a las enfermedades y a los insectos y la calidad son actualmente objetivos mayores. Una evaluación eficaz de los recursos genéticos, la selección recurrente, la selección asistida por marcadores y la micropropagación podrían contribuir a resolverlos.