Diversité génétique et cytogénétique des vanilliers

Séverine BORY[1-3], Spencer BROWN[2], Michel GRISONI[3], Marie France DUVAL[4] & Pascale BESSE[1]

1) Université de La Réunion, UMR PVBMT Cirad - Université de La Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis messag cedex 9, La Réunion, France
2) CNRS, Groupe « Dynamique de la compartimentation cellulaire », Institut des Sciences du Végétal, UPR 2355, bat 23/24, 91198 Gif-sur-Yvette
3) CIRAD, UMR PVBMT Cirad - Université de La Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France
4) CIRAD, UPR Multiplication Végétative, Boulevard de la Lironde, TA A-75/02, 34398 Montpellier cedex 5

Abstract – **Genetic and cytogenetic diversity of vanilla** The genus *Vanilla* belongs to the Orchidaceae family and comprises about 110 species. Among the 18 to 35 aromatic species of the genus, two main species are cultivated: *V. planifolia* G. Jackson syn *V.fragrans* (Salisb) Ames, supplying around 95% of the pods sold on the international market, and *V. tahitensis* JW Moore, cultivated in the Pacific area. *V. planifolia* was initially cultivated in the South-East of Mexico, a region supposed to be its centre of origin, and was disseminated first to the Caribbean Islands, then to the Indian and Pacific Ocean regions. Although originating from a narrow genetic basis and clonally propagated, the accessions cultivated in La Reunion Island display an important phenotypic variation with five recognized morphotypes.

To explain this variation and to study that of cultivated *Vanilla* species, an important germplasm collection of *Vanilla* species and varieties has been gathered in La Reunion Island since 2003. A sample including representatives of the two cultivated plus two spontaneous American species was constituted and studied using both molecular markers and cytogenetics. AFLP (Amplification Fragment Length Polymorphism) marker analysis allows a clear separation of the four species studied. *V pompona* Schiede accessions display the highest diversity, which can be explained by a mixed clonal/sexual reproductive system and an extensive distribution. On the contrary, the spontaneous Brazilian species *V. bahiana* Hoehne, whose distribution is restricted to the Bahia region, displays a much lower diversity. Both cultivated species *V. planifolia* and *V. tahitensis* display a low intraspecific genetic diversity consistent with the predominant vegetative reproduction system.

The *V. planifolia* accessions were analysed separately and their high intraspecific homogeneity was confirmed, showing that they originate from a limited number of introduced samples (possibly one). The phenotypic variation observed could not be correlated with particular genotypes, except for the morphotype "Aiguille" cultivated in La Reunion Island. Comparison of "Aiguille" with individuals obtained from manual self-pollination points towards the probable sexual origin of this morphotype. Numerous point mutations could be detected among the other accessions but could not explain the phenotypic variations observed. Nevertheless, the cytogenetic analysis indicated three ploidy levels (2x, 3x and 4x) correlated with some observed morphological variations (stomatal length, leaf size).

Thus, four of the five different morphotypes observed in La Reunion could be explained: the "Classique" diploid represents the most common variety; "Aiguille" originates from a rare event of sexual self-reproduction of 'Classique' (spontaneous or directed); while the "Sterile" is autotriploid and the "Grosse vanilla"autotetraploid. This study demonstrates the important role of polyploidisation, which has also been observed in other *Vanilla* species studied and is probably a major mechanism in the evolution of the genus.

Résumé – Dans la famille des Orchidaceae, le genre *Vanilla* comprend environ 110 espèces dont 18 à 35 sont aromatiques. Deux espèces aromatiques sont principalement cultivées et commercialisées : *V. planifolia* G. Jackson syn. *V. fragrans* (Salisb.) Ames et *V. tahitensis* J.W. Moore. Le Sud-Est du Mexique est la plus ancienne zone de culture connue de *V. planifolia* et est supposé être sa zone d'origine. *V. planifolia* a ensuite été dispersée vers les Antilles et les îles de l'Océan Indien et du Pacifique. *V. tahitensis* est cultivée quant à elle essentiellement dans l'Océan Pacifique et son origine reste controversée. Le matériel végétal utilisé en culture présente une variabilité phénotypique inter et intra-spécifique importante. Des variétés sont identifiées par les producteurs de *V. planifolia* au Mexique et à La Réunion, tout comme chez *V. tahitensis* en Polynésie. Cette diversité phénotypique observée s'est créée à partir d'une base génétique étroite. La vanille étant propagée essentiellement par voie végétative, les possibilités de recombinaison sexuée sont rares et l'origine et l'évolution de la variabilité sont inconnues.

Comment se structure la diversité inter-spécifique ? Comment se situe la diversité intra-spécifique de *V. planifolia* à La Réunion et dans l'Océan Indien par rapport à sa diversité dans sa zone d'origine, le Mexique, et par rapport à la diversité d'autres espèces (cultivées ou spontanées) ? Quelle est l'origine de la diversité phénotypique observée à La Réunion chez *V. planifolia* ? C'est pour répondre à ces questions qu'une importante collection de vanilliers cultivés et apparentés a été rassemblée à La Réunion. Nous présentons ici deux approches utilisées pour son étude : une approche génétique par le biais de marqueurs nucléaires (AFLP (Amplification Fragment Length Polymorphism) et SSR (Simple Sequence Repeats), et une approche cytogénétique (cytométrie de flux, microdensitométrie et comptages chromosomiques).

L'analyse de la diversité génétique par AFLP a permis de distinguer aisément les quatre espèces américaines étudiées. *V. pompona* Schiede est l'espèce présentant la plus grande diversité génétique, ce qui peut être expliqué par un régime mixte de reproduction (végétative et sexuée) et une large aire de répartition. A contrario, l'espèce *V. bahiana* Hoehne spontanée au Brésil, mais présentant une aire de distribution restreinte, présente un niveau de diversité génétique plus faible. Il existe une grande homogénéité génétique intra-spécifique pour les espèces cultivées *V. planifolia* et *V. tahitensis*, directement corrélée avec leur mode de reproduction végétative, qui n'explique pas toutes les variations phénotypiques observées entre les différents types morphologiques de ces espèces. La combinaison des marqueurs AFLP et microsatellites a par ailleurs mis en évidence l'occurrence d'événements d'hybridation naturelle entre les espèces américaines.

En ce qui concerne la variation morphologique observée à La Réunion, une faible partie correspond à une diversité génétique réelle et pour le cas de la variété « Aiguille », on a pu révéler une intervention rare de la reproduction sexuée. De nombreuses mutations ponctuelles aléatoires ont également été mises en évidence mais elles ne permettent pas d'expliquer la variation morphologique observée et n'ont pu être reliées aux phénotypes reconnus. En revanche, l'analyse cytogénétique a mis en évidence trois niveaux de ploïdie différents (2x, 3x, 4x) chez *V. planifolia* à La Réunion, parfaitement corrélés avec les variations morphologiques (tailles des stomates et forme des feuilles). Des variations de tailles de génome ont aussi été révélées chez les autres espèces de *Vanilla* étudiées. Ces phénomènes d'auto-polyploïdisation, supposés récents, jouent donc un rôle majeur dans l'évolution des vanilliers cultivés, et possiblement dans l'évolution du genre *Vanilla*.

LES VANILLES CULTIVEES

Le genre *Vanilla*, monophylétique, représente une branche ancienne dans la famille des Orchidaceae (Soto Arenas, 1999). Son aire de répartition se situe entre les parallèles 27°N et

27°S et recouvre l'Amérique tropicale (52 espèces), le Sud-Est asiatique et la Nouvelle Guinée (31), l'Afrique (14), l'Océan Indien (10) et le Pacifique (3) (Portères, 1954). Selon les auteurs, 18 (Portères, 1954) à 35 (Soto Arenas, 1999) espèces de *Vanilla*, majoritairement américaines, sont aromatiques. Deux d'entre elles sont cultivées : *Vanilla planifolia,* et à une échelle beaucoup plus modeste, *Vanilla tahitensis,* toutes deux rattachées à la branche américaine de la section *Foliosae*, sous-section *Lamellosae* (Portères, 1954).

L'espèce *Vanilla planifolia* représente plus de 95% de la production mondiale de vanille. C'est une liane pérenne, rare, endémique des forêts tropicales humides mésoaméricaines (Portères, 1954 ; Soto Arenas, 1999). L'origine de sa domestication est incertaine ; une hypothèse récente suggère que l'espèce aurait été sélectionnée avec un groupe de plantes originaire des basses terres Maya avant 3400-BC (Colunga-GarciaMarin & Zizumbo-Villareal, 2004). Sa plus ancienne mention connue remonte à des archives de production de 1427 (Stehlé, 1952). Un herbier aztèque de 1552 reporte son usage, pour aromatiser les boissons au chocolat prisées par la noblesse aztèque, et en tant que plante médicinale (Bruman, 1948). Après la conquête européenne, la première mention de diffusion de la vanille concerne l'introduction de *V. planifolia* en Martinique par le Père Labat en 1697, à partir du Mexique. Entre 1793 et 1875, cinq événements d'introduction de vanille dans l'Ile de La Réunion ont été recensés (Bory *et al.*, 2008a) mais ce n'est qu'après l'introduction en 1822 par Marchant de *V. planifolia* provenant des Jardins du Roy à Paris, que des plants auraient survécu et seraient à l'origine de la culture de la vanille dans cette île.

En conditions naturelles, les pollinisateurs seraient *Eulaema* et *Euglossa,* et le mode de fécondation indifféremment autogame ou allogame, y compris avec d'autres espèces de *Vanilla*. Cependant la reproduction sexuée est rarement observée (1-3% de fleurs donnant des fruits selon Soto-Arenas). Dans les zones d'introduction, les plants de vanille sont restés improductifs du fait du manque de pollinisateurs naturels jusqu'en 1841, date à laquelle Edmond Albius découvrit une méthode simple de pollinisation manuelle à La Réunion. A la suite de cette découverte la diffusion de la vanille connût un nouvel essor dans l'Océan indien et dans le monde.

Introduite à Tahiti depuis les Philippines par l'amiral Hamelin en 1848 (Portères, 1954), *V. tahitensis* est cultivée en Polynésie et représente 5% de la production totale de gousses. Son origine est restée longtemps discutée, avec l'hypothèse d'une origine inter-spécifique impliquant *V. planifolia* et selon les auteurs et les caractères morphologiques étudiés, un représentant du complexe *V. pompona*-*V. odorata* (Portères, 1951 ; Soto Arenas, 1999) ou *V. pompona* (Portères, 1954). Une étude génétique récente incluant des accessions polynésiennes et mexicaines a conclu que *V. tahitensis* est un hybride inter-spécifique entre les espèces *V. planifolia* et *V. odorata* (Lubinsky *et al.*, 2008a).

On considère généralement que la culture de *V. planifolia* est issue d'une base génétique étroite. Le mode de multiplication végétatif de la vanille a ensuite maintenu une forte homogénéité de la culture. Cependant, on observe à La Réunion une diversité phénotypique notable et plusieurs types sont identifiés (Figure 1). La variété la plus répandue, « Classique », est reconnaissable à sa couleur vert clair, ses feuilles aplaties et ses gousses étrécies à la base. Un deuxième type fréquent dénommé « Mexique » ou « Bleue » présente des feuilles plus foncées avec une gouttière centrale et des gousses cylindriques. D'autres variétés plus rares sont identifiées par les producteurs : « Aiguille » identifiable par l'étroitesse de ses feuilles et de ses gousses ; « Grosse Vanille » que sa tige et ses feuilles épaisses rapprochent de l'espèce *V. pompona* ; « Stérile », similaire à « Classique » mais auto-stérile ; « Variegata » à feuilles striées (Bory *et al.*, 2008a). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette variabilité, parmi lesquelles :

- des introductions de matériel végétal d'origines différentes
- l'intervention possible de la reproduction sexuée

- l'accumulation de mutations somatiques propagées par multiplication végétative
- la polyploïdisation.

Les études présentées ont été conduites à Montpellier puis à La Réunion pour tester ces différentes hypothèses. Pour les mener à bien, une collection des ressources génétiques de la vanille a été constituée et regroupe 498 accessions appartenant à 36 espèces de *Vanilla*. Parmi ces accessions, 250 (13 espèces) ont été obtenues et sont conservées sous forme d'ADN ; 248 (23 espèces) parmi lesquelles 147 ont été indexées et maintenues indemnes de virus, sont conservées en serre au CIRAD (La Réunion), dans une collection récemment labellisée CRB Vatel (Grisoni *et al.*, 2007).

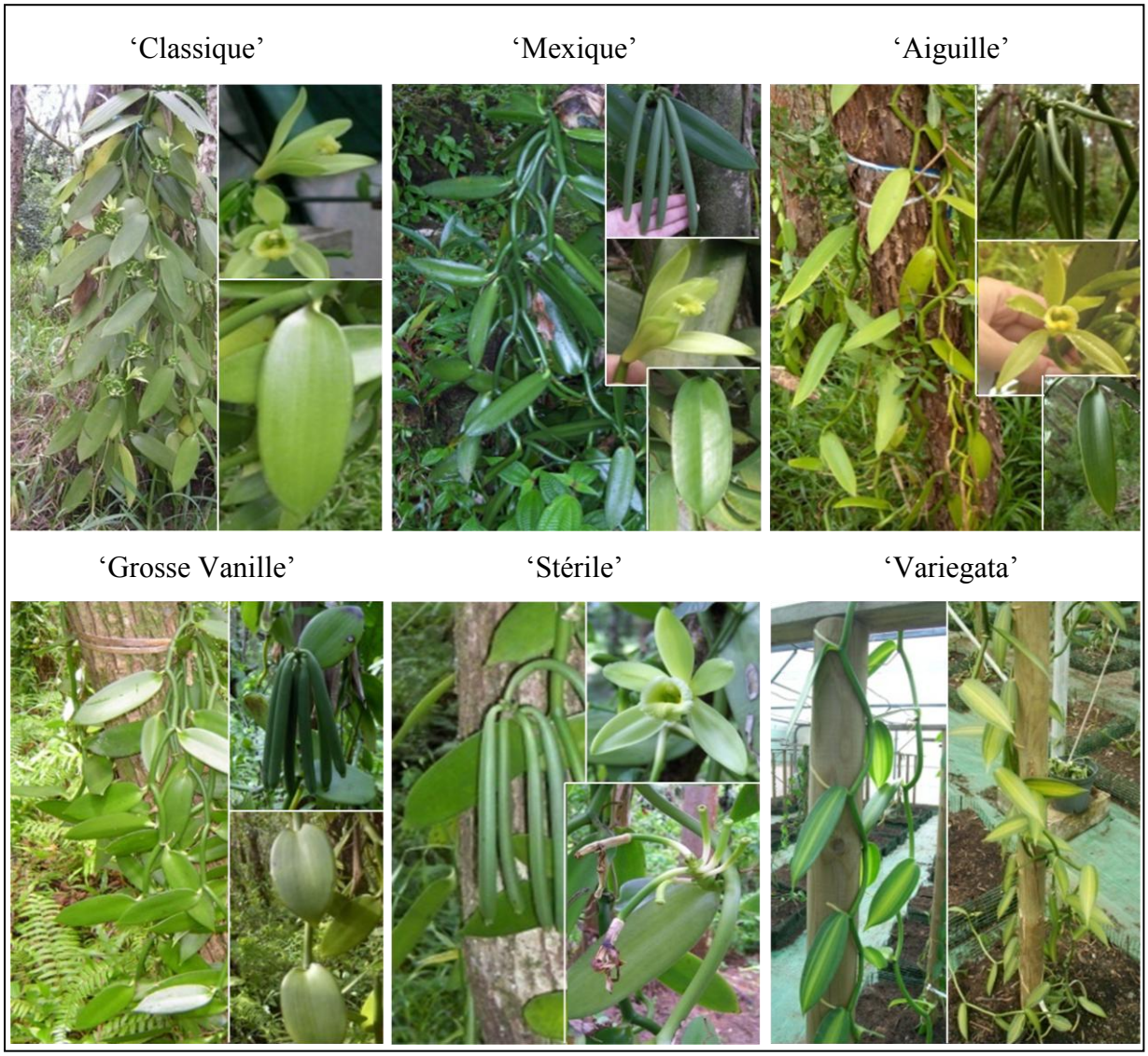


Figure 1. Divesité des variétés de vanille cultivées à l'île de la Réunion.

Etude de la diversité génétique

Un échantillon de la diversité génétique totalisant 375 accessions a été constitué (Tableau 1) à partir de la collection. Un total de 289 accessions de *V. planifolia* incluant les six phénotypes observés à La Réunion ainsi que des échantillons de différentes origines obtenus par prospection (Océan Indien, Polynésie Française, Antilles) ou par échange (Mexique, Costa Rica, Brésil et Guatemala), et une descendance obtenue par auto-fécondation, a été sélectionné. Des accessions (11) de *V. tahitensis* fournies par l'Etablissement Vanille de Tahiti ont également été étudiées pour fournir une base de

comparaison de la variabilité avec une autre espèce cultivée. Pour comparer les niveaux de variabilité entre espèces cultivées et spontanées, l'échantillon comprend également 21 accessions de *V. pompona*, espèce spontanée dispersée en Amérique Centrale et en Amérique du Sud jusqu'au Paraguay, ainsi que 16 accessions de *V. bahiana*, endémique du Nord-Est brésilien, récemment prospectées par le MNHN (Pignal, 1994). Une accession de *V. odorata*, espèce présente dans les vanilleraies mexicaines et parente de *V. tahitensis* a été incluse ainsi que 6 hybrides inter-spécifiques provenant d'un programme d'amélioration conduit à Madagascar (FOFIFA, 1990). Enfin 31 accessions non classées provenant de Jardins Botaniques ont été également analysées pour une éventuelle classification.

Tableau 1. Matériel végétal du genre *Vanilla* utilisé pour les analyses génétiques.

Espèce	Nombre d'accessions	Provenance
V. planifolia	289	Océan Indien, Polynésie Française, Antilles, Mexique, Costa Rica, Brésil, Guatemala
V. tahitensis	11	Polynésie Française (EVT), Madagascar, PNG
V. pompona	21	Océan Indien, Guyane, Guadeloupe, Jardins Botaniques
V. bahiana	16	Brésil (MNHN)
V. odorata	1	inconnue
V. hybrides	6	Madagascar
V. sp	31	Océan Indien, Guyane, Costa, Rica, Brésil, Jardins Botaniques
	375	

*EVT : Etablissement Vanille de Tahiti ; MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

Les marqueurs AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) sont des marqueurs neutres et dominants. Ils ont été choisis pour leur large couverture du génome, l'aptitude de la méthode à générer de nombreux marqueurs polymorphes et sa grande fiabilité. Sept couples d'amorces ont été utilisés et ont généré entre 81 et 205 fragments par couple avec un taux de polymorphisme variant entre 94.7 et 98.8%. Les 942 marqueurs obtenus ont permis de calculer les dissimilarités entre accessions (indice de Sokal et Michener) et de construire une représentation arborée de la diversité par la méthode du Neighbour Joining (Bory *et al.*, 2008b).

La représentation de la diversité globale obtenue (Figure 2) montre une grande cohérence avec les éléments connus de la classification et permet de différencier nettement les espèces étudiées. L'espèce la plus proche de *V. planifolia* est *V. tahitensis*, ce qui confirme le lien de parenté étroit entre ces deux espèces. *V. pompona* et *V. bahiana*, espèces spontanées sud-américaines, sont les plus éloignées. Les hybrides connus sont bien placés à des positions intermédiaires entre leurs parents. Parmi les accessions non classées, 21 ont pu être attribuées et 10 restent dans des positions intermédiaires, parfois proches d'hybrides inter-spécifiques connus.

La variabilité intra-spécifique est modérée pour les espèces cultivées (dissimilarités intraspécifiques maximum de 0.220 pour *V. planifolia* et 0.161 pour *V. tahitensis*) mais également pour *V. bahiana* (0.164) alors que *V. pompona* se caractérise par une plus grande variabilité. Cette différence observée entre les espèces spontanées peut être attribuée à leurs distributions respectives, restreinte au Nord-Est brésilien pour *V. bahiana* (Pignal, 1994) alors qu'elle s'étale de l'Amérique Centrale au Paraguay dans le cas de *V. pompona*.

Une représentation de la diversité des *V. planifolia* a été construite séparément (Figure 3), en incluant les accessions non classées attribuées à cette espèce. Une grande partie des accessions (284) est représentée par 101 génotypes fortement regroupés avec une dissimilarité maximale de 0.106 (le plus représenté de ces génotypes incluant 122 accessions) malgré des origines et des phénotypes divers. Le calcul des fréquences alléliques des 185 marqueurs polymorphes dans ce groupe montre que pour une très forte majorité de ces marqueurs (172), les fréquences alléliques sont comprises dans les intervalles 0-10% et 90-100%. La composition de ce groupe, qui rassemble des variétés d'origine mexicaine présentant de faibles divergences, les phénotypes réunionnais « Classique », « Mexique », « Grosse Vanille », « Stérile », « Variegata » et des accessions de diverses origines (Madagascar, Polynésie Française, Antilles) conforte l'hypothèse d'une origine unique des introductions. La répartition des fréquences alléliques correspond bien à un génotype initial reproduit végétativement et diversifié par l'accumulation de mutations somatiques. Ces résultats concordent avec les résultats d'études récentes qui ont montré que les plants diffusés par les Européens seraient apparentés aux plants actuellement cultivés dans la région de Papantla au Mexique (Lubinsky *et al.*, 2008b).

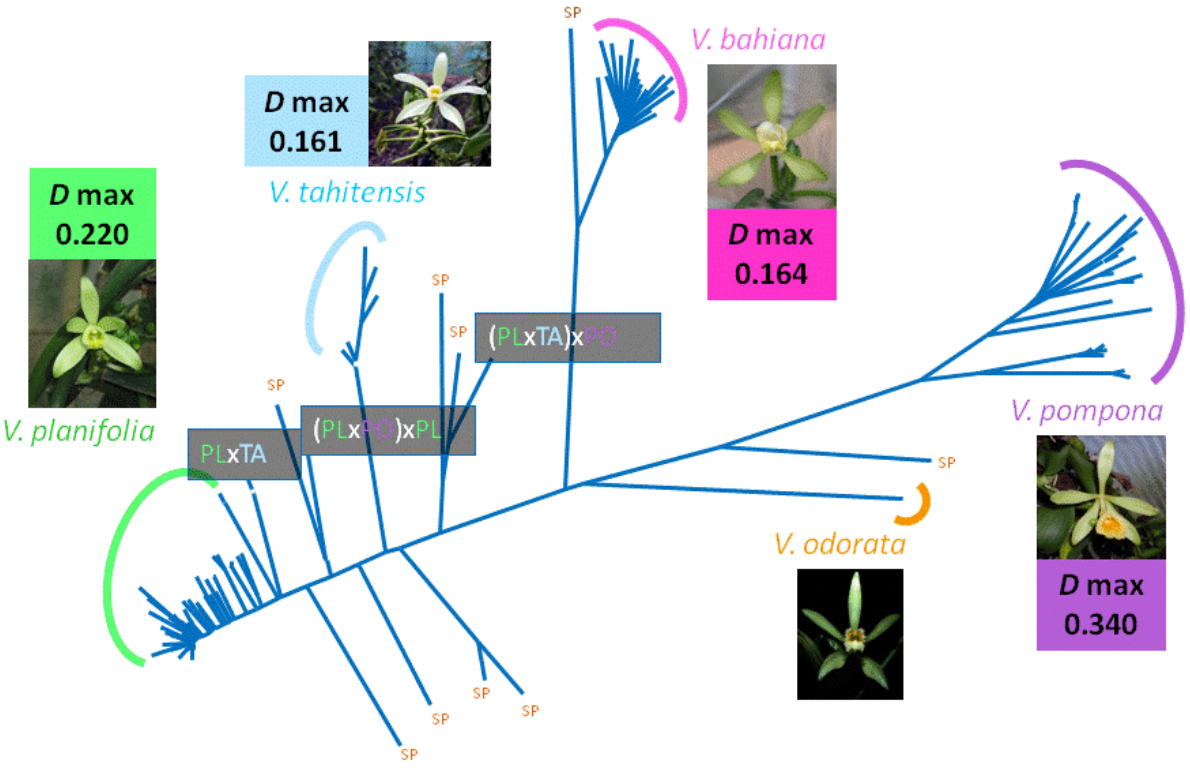


Figure 2. Représentation de la diversité interspécifique chez *Vanilla* (375 accessions, 942 marqueurs AFLP, indice Sokal et Michener, NJ).

Les 19 accessions restantes sont des génotypes uniques ; parmi eux on retrouve les types mexicains « Oreja de Burro » et « Colibri », 12 descendants obtenus par auto-fécondation (10 de la variété réunionnaise « Classique » et deux de la variété malgache « Tsy-Taitry »), et les deux représentants de la variété réunionnaise « Aiguille ». Des analyses des fréquences alléliques ont été effectuées pour les 95 marqueurs polymorphes observés dans les descendances d'auto-fécondation. La majorité (80) des marqueurs présentent des fréquences comprises entre 60 et 90%, ce qui correspond à la ségrégation de locus hétérozygotes. La présence de deux variétés mexicaines et de deux accessions de la variété « Aiguille » présentant des génotypes différents suggère que ces variétés peuvent être issues de la

reproduction sexuée. Les génotypes « Aiguille » sont quasi identiques et dérivent probablement l'un de l'autre par voie végétative. Ils n'ont pu être rapprochés d'aucun génotype mexicain, ce qui indique la possibilité d'une intervention de la reproduction sexuée sur l'île de La Réunion, le plus probablement par pollinisation manuelle (Bory *et al*, 2008b).
L'étude de la diversité génétique a apporté des informations très importantes sur la diffusion de la vanille et a permis d'affirmer que les variétés de *V. planifolia* cultivées actuellement à La Réunion et dans la plupart des régions d'introduction proviennent bien d'une base génétique étroite dont l'origine peut être retrouvée au Mexique. L'origine sexuée de la variété « Aiguille » a également été mise en évidence. Cependant quatre phénotypes n'ont pu être expliqués.

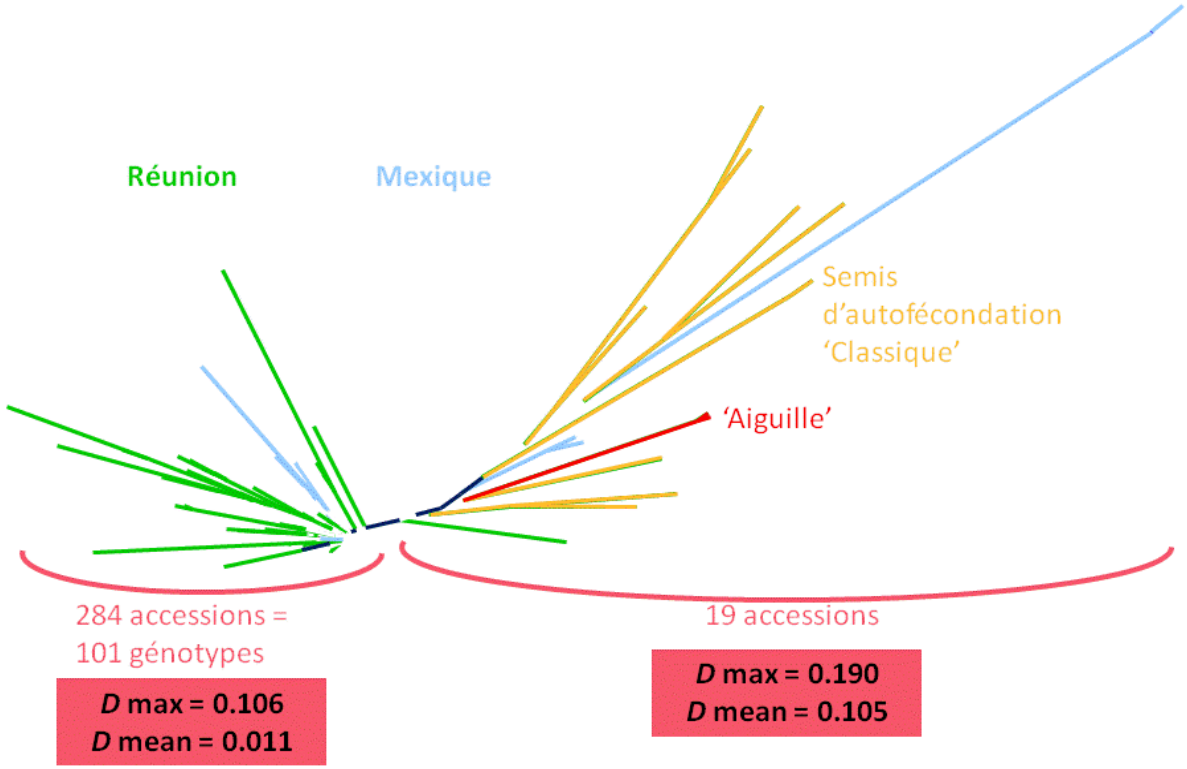


Figure 3. Représentation arborée de la diversité de 303 accessions de *V. planifolia* (436 marqueurs AFLP, indice de Sokal et Michener, NJ).

Analyse cytogénétique

Ces analyses ont été conduites à l'UMR PVBMT CIRAD-Université de La Réunion, La Réunion, à l'Institut des Sciences du Végétal (CNRS, Gif sur Yvette) et au Jodrell Laboratory (RBG, Kew, UK) pour tester l'hypothèse d'une diversification par variation des niveaux de ploïdie de *V. planifolia* (Bory *et al.*, 2008c).

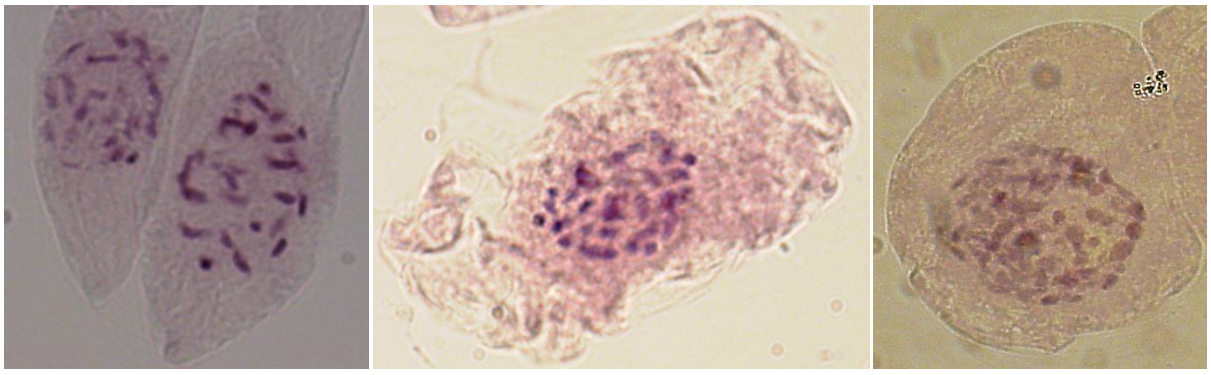
Pour cela 50 accessions incluant les six phénotypes de *V. planifolia* cultivés à La Réunion et des accessions d'origines différentes ont été étudiées. Les quantités d'ADN nucléaire ont été estimées par cytométrie en flux (témoin *Triticum aestivum)* et confirmées par microdensitométrie de Feulgen pour trois accessions. Pour vérifier les niveaux de ploïdie détectés, des comptages chromosomiques ont été réalisés à partir des racines aériennes de six accessions.

Les résultats obtenus en cytométrie en flux départagent clairement trois groupes d'accessions. Le plus important comprend 43 accessions avec des valeurs de 2-C comprises entre 4.66 et 5.30 pg (moyenne 5.03 ± 0.16). Il inclut des accessions de La Réunion et

d'autres origines géographiques. Le deuxième groupe est composé de deux accessions de la variété réunionnaise « Stérile » et présente des valeurs de 2-C variant entre 7.57 et 7.78 pg (moyenne 7.67 ± 0.14). Un troisième groupe correspond aux cinq accessions de la variété « Grosse Vanille » pour des valeurs de 2-C entre 9.65 et 10.38 pg (moyenne 10.00 ± 0.28).

Pendant ce travail, nous avons identifié un processus d'endoréplication partielle, progressive au cours des endocycles (*"progressively partial endoreplication"*), finement régulée en relation avec le développement somatique. Nous avons retrouvé ce même phénomène chez d'autres orchidées. En pratique, ceci expliquerait de nombreuses erreurs d'analyses cytométriques publiées, où les noyaux 2C ont été ignorés. Les valeurs observées en microdensitométrie sont cohérentes avec nos résultats obtenus par cytométrie (Tableau 2).

Les comptages chromosomiques ont été effectués au stade métaphase ou prométaphase, sur un nombre de cellules variant entre 35 et 81 par accession (Figure 4). De fortes variations intra-spécifique et intra-individuelles ont été observées (Tableau 2). Le nombre chromosomique de base reporté chez *V. planifolia* étant de 16, des comptages chromosomiques ont été faits sur pollen et ont confirmé ce nombre de base. Les résultats confirment des observations plus anciennes (Hurel-Py, 1938 ; Nair *et al.*, 1994) et indiquent donc l'existence d'une forte variation des nombres de chromosomes dans les cellules somatiques étudiées, phénomène expliquée par de fréquentes associations de chromosomes observées lors des mitoses, qui conduiraient à des fusions chromosomiques (Nair *et al.*, 1994).



'Aiguille'	**'Stérile'**	**'Grosse Vanille'**
26 chromosomes	**32 chromosomes**	**54 chromosomes**

Figure 4. Comptages chromosomiques sur racines aériennes de trois variétés réunionnaises de *V. planifolia*.

Les analyses statistiques ont mis en évidence une corrélation positive entre les quantités d'ADN et les nombres de chromosomes observés, ce qui confirme que les variations de taille du génome reflètent bien une variation du niveau de ploïdie. Nous sommes donc bien en présence de trois niveaux de ploïdie différents. La majorité des variétés sont diploïdes ; la variété « Stérile » est triploïde, ce qui explique son auto-stérilité. Enfin la variété « Grosse Vanille » est tétraploïde. Ces deux variétés ne pouvant être différenciées de la variété « Classique » par leurs profils génétiques, sont probablement d'origine auto-polyploïde. L'hypothèse la plus probable de l'origine de ces auto-polyploïdes est la formation de gamètes *2n* lors de la méïose suivie d'auto-fécondation (Bory *et al.*, 2008c).

CONCLUSIONS

En conclusion, différents mécanismes de différenciation ont été mis en évidence chez une plante à multiplication végétative prédominante, *V. planifolia*, dans une zone

d'introduction récente, l'Ile de La Réunion. Quatre des phénotypes observés ont pu être expliqués. La variété « Classique », proche des cultivars mexicains de la région de Paplanta est certainement le cultivar introduit originellement, ce qui est confirmé par d'autres travaux récents (Lubinsky *et al*, 2008b). La variété « Aiguille » proviendrait de l'intervention rare de la multiplication sexuée. Les variétés « Stérile » et « Grosse Vanille » sont issues d'événements d'auto-polyploïdisation. L'intervention de processus de polyploïdisation dans l'évolution du genre *Vanilla* a pu également être confirmée par une étude d'autres espèces (Bory *et al.*, à paraître).

Tableau 2. Résultats des analyses cytogénétiques.

Cytométrie en flux		**Microdensitométrie (Feulgen)**		**Comptages chromosomiques**	
Groupe	**Quantité d'ADN moyenne (2-C pg)**	**Nombre de cellules étudiées**	**Quantité d'ADN moyenne (2-C pg)**	**Nombre de cellules étudiées**	**Nombre moyen de chromosomes**
A 43 accessions	5.03 ± 0.16	90 (x 2 accessions)	5.05 ± 0.50 4.54 ± 0.24	35 + 72 (2 accessions)	22.11 ± 4.52 23.69 ± 3.87
B 2 accessions 'Stérile'	7.67 ± 0.14			81 + 59 (2 accessions)	26.57 ± 5.22 28.41 ± 4.77
C 5 accessions 'Grosse Vanille'	10.00 ± 0.28	90	9.98 ± 0.61	35 + 42 (2 accessions)	30.23 ±4.02 33.67 ± 5.83

Ces travaux sont issus de la thèse de Séverine Bory « Diversité de Vanilla planifolia G. Jackson dans l'Océan Indien et de ses espèces apparentées : aspects génétiques, cytogénétiques et épigénétiques » soutenue le 17 Décembre 2007 (Université de La Réunion)

Bibliographie

Bory S., Brown S., Duval M.F. & Besse P. à paraître. Evolutionnary processes and diversification in the genus *Vanilla*. *In* E. Odoux and M. Grisoni [edts.], "Vanilla". Medicinal and Aromatic Plants - Industrial Profiles, CRC Press.

Bory S., Grisoni M., Duval M.F. & Besse. P. 2008a. Biodiversity and preservation of vanilla: present state of knowledge. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55: 551-571.

Bory S., Lubinsky P., Grisoni M., Duval M.F. & Besse. P. 2008b. Patterns of introduction and diversification of Vanilla planifolia and genetic diversity in related American species. *American Journal of Botany* 95: 805-815.

Bory S., Catrice O., Brown S., Leitch I.J., Gigant R., Chiroleu F., Grisoni M., Duval M.F. & Besse P. 2008c. Natural polyploidy in *Vanilla planifolia* (Orchidaceae). *Genome* 51: 816-826.

Bruman H. 1948. "The culture history of Mexican Vanilla." Hispanic Am. Historical Review 28(3): 360-376.

Colunga-Garcia Marin P. & Zizumbo-Villareal D. 2004. "Domestication of plants in Maya lowlands." Econ. Bot 58: 101-110.

Grisoni M., Moles M., Besse P., Bory S., Duval M.F. & Kahane R. 2007. Towards an international plant collection to maintain and characterize the endangered genetic resources of Vanilla. XXVII IHC-S1 Plant Gen Resources, Seoul, Corea, 760: 83-90.

Fofifa 1990. Le Vanillier. Bilan de la recherche agricole à Madagascar, FOFIFA**:** 112-119.

Hurel-Py G. 1938. Etude des noyaux végétatifs de *Vanilla planifolia Revue de Cytologie et de Cytophysiologie Végétales* 3.

Lubinsky P., Cameron K.M., Molina M.C., Wong M., Lepers-Andrzejewski S., Gomez-Pompa A. & Kim. S.C. 2008a. Neotropical roots of a Polynesian spice: the hybrid origin of Tahitian vanilla, *Vanilla tahitensis* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 95: 1040-1047.

Lubinsky P., Bory S., Hernandez-Hernandez J., Kim S.C. & Gomez-Pompa A.2008b. Origins and Dispersal of cultivated vanilla (*Vanilla planifolia* Jacks. [Orchidaceae]). *Economic Botany* 62: 127-138.

Nair R.R. & Ravindran P.N. 1994. Somatic association of chromosomes and other mitotic abnormalities in *Vanilla planifolia* (Andrews). *Caryologia* 47: 65-73.

Pignal M. 1994. "Deux vanilles du Brésil : *Vanilla palmarum* Lindley et *Vanilla bahiana* Hoehne." L'Orchidophile(110): 23-25.

Porteres R. 1951. "Observations sur le vanillier de Tahiti." Bulletin de la Société Botanique de France 98(4-6): 126-127.

Porteres R. 1954. Le genre *Vanilla* et ses espèces. Le vanillier et la vanille dans le monde. G. Bouriquet. Paris, Editions Paul Lechevalier. XLVI: 94-290.

Soto Arenas M.A. 1999. Filogeografia y recursos genéticos de las vainillas de Mexico. Mexico, Instituto Chinoin - Herbario de la Asociacion Mexicana de Orquideologia AC.

Stehle H. 1952. "Le Vanillier et sa culture. I. Histoire - Botanique - Géographie - Ecologie du vanillier." Fruits 7(2): 50-56.

CAHIERS
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°7 - 2010

Actes du

15e colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier
30, 31 mai & 1 juin 2009

Société Française d'Orchidophilie

Centre d'Ecologie Fonctionnelle & Evolutive

cnrs dépasser les frontières

Société Française d'Orchidophilie SFO-Languedoc Hérault - Gard - Lozère - Aveyron

la Région Languedoc Roussillon

Actes du 15e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie

du 30 mai au 1er juin 2009
Montpellier, Le Corum

Comité d'organisation :
Daniel Prat, Francis Dabonneville, Philippe Feldmann, Michel Nicole, Aline Raynal-Roques, Marc-Andre Selosse, Bertrand Schatz

Coordinateurs des Actes
Daniel Prat & Bertrand Schatz

Affiche du Colloque : Conception : Francis Dabonneville
Photographies de Francis Dabonneville & Bertrand Schatz

Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 7, Actes du 15e Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie.
ISSN 0750-0386
© SFO, Paris, 2010

Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828

ISBN 978-2-905734-17-4
Actes du 15e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, D. Prat et B. Schatz, Coordinateurs, SFO, Paris, 2010, 236 p.

Société Française d'Orchidophilie
17 Quai de la Seine, 75019 Paris