

Les bananiers

Frédéric Bakry, Françoise Carreel,
Marie-Line Caruana,
François-Xavier Côte, Christophe Jenny,
Hugues Tézenas du Montcel

La production mondiale de bananes, estimée à 74 millions de tonnes, occupe le quatrième rang des productions agricoles. Les bananiers sont cultivés dans plus de cent vingt pays des zones tropicales et subtropicales, sur les cinq continents. Les productions bananières ont un rôle important dans l'alimentation, mais aussi sur le plan social, économique et écologique.

Les bananes comestibles sont issues, pour l'essentiel, de deux espèces sauvages diploïdes, *Musa acuminata*, dont le génome est noté A, et *M. balbisiana*, de génome noté B. Les plantes de ces deux espèces produisent des fruits remplis de graines (planche V, 1). Elles se reproduisent aussi bien par voie sexuée que par multiplication végétative à partir des rejets qui proviennent du développement des bourgeons axillaires portés par une tige souterraine. Leur évolution et leur domestication par l'homme ont abouti à des variétés stériles et parthénocarpiques.

Les variétés actuelles sont généralement des clones triploïdes stériles et aspermes, issus soit de la seule espèce *M. acuminata* (groupe AAA), soit de croisements interspécifiques entre les espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana* (groupes AAB et ABB). On rencontre plus rarement des variétés diploïdes (AA et AB) et des clones tétraploïdes de nature interspécifique.

On distingue deux grandes filières de production : celle des bananiers en culture pure, dont les fruits sont destinés à l'exportation, et celle des bananiers en polyculture, destinés à l'approvisionnement des marchés locaux.

Les clones cultivés pour l'exportation — Grande Naine, Poyo et Williams — appartiennent tous au même sous-groupe de bananiers triploïdes, les Cavendish. Ils ne diffèrent entre eux que par des mutations somatiques portant sur la hauteur de la plante ou la conformation des régimes et des fruits. Leur exploitation repose sur une monoculture de type agro-industriel, sans rotation, qui fait appel à de nombreux intrants.

En revanche, la culture des bananiers destinés à la consommation locale exploite une multitude de cultivars, adaptés à différentes situations culturelles ainsi qu'aux utilisations diversifiées et aux goûts variés des consommateurs. Les systèmes de production de ces bananiers ne font généralement pas appel aux intrants. Des bananiers diploïdes, proches des formes sauvages, sont encore cultivés en Asie du Sud-Est. Sur les autres continents, ce sont les cultivars triploïdes appartenant à différents sous-groupes — Plantains, Figue Pomme, Lujugira, Gros Michel — qui sont les plus répandus.

Les bananes offrent de multiples usages. Elles sont consommées principalement sous forme de fruits frais, mais aussi comme légumes cuits — c'est le cas des Plantains — ou frits, comme les Pisang Awak. Elles font l'objet de nombreuses transformations : chips, frites, beignets, purées, confitures, ketchup, mais aussi alcool, vin et bière — la production de bière de banane est particulièrement importante en Afrique de l'Est. La consommation de bananes par habitant et par jour varie de 30 grammes à plus de 500 grammes dans certains pays d'Afrique de l'Est. D'autres parties de la plante sont utilisées depuis des millénaires : le pseudo-tronc dont on tire des fibres textiles et des flotteurs (*M. textilis* appelé abaca), aux Philippines, et les feuilles, qui servent à fabriquer des abris, des couvertures et des emballages de cuisson. En Thaïlande, les bourgeons floraux de variétés particulières, les Pisang Awak, sont incorporés dans de multiples préparations culinaires. Enfin, on attribue à certaines variétés des propriétés médicinales.

Cultivés dans le monde entier, les bananiers sont menacés par nombre de maladies et de ravageurs. La lutte chimique, utilisée en culture intensive, est inaccessible aux petits producteurs de bananes des pays en développement. Pour certaines maladies aucune méthode de lutte chimique n'est d'ailleurs disponible. Les travaux d'amélioration génétique ont donc porté en priorité sur la recherche de variétés résistantes aux principales maladies.

L'amélioration des bananiers par croisement, amorcée dès les années 20, se poursuit aujourd'hui dans cinq centres de recherche. La FHIA (Fundación Hondureña de Investigación Agrícola), au Honduras, travaille sur l'amélioration des bananiers d'exportation et des types « à cuire ». L'EMBRAPA-CNPMF (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca e Fruticultura Tropical), au Brésil, vise l'amélioration des types locaux de bananiers « dessert ». Le CRBP (Centre de recherches régionales sur bananiers et plan-

tains), au Cameroun, au Nigeria, mènent des programmes de sélection pour la création de triploïdes et des clones résistants aux maladies. Le CRBP travaille également pour une autre filière de production directement à partir de clones.

Parallèlement à leurs efforts, à partir de clones et de variants somatiques de cultivars locaux, les chercheurs de culture de bananes en Autriche, évalués par l'application de la méthode QDPI (QDPI = Quality Determination by Randomly Inbred Triploid Bananas) (Taiwan B. 1994), ont sélectionné des clones clonales des variétés résistantes à la race 4.

Enfin, l'avènement de nouvelles variétés a permis l'émergence de nouvelles variétés de bananiers. Des triploïdes ont été introduits en Europe. Le Centre de recherche CIRAD, en France, et le Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CITA) de Cornell, aux États-Unis, travaillent sur des clones pour transférer des caractéristiques de résistance.

Depuis 1994, tous les centres de recherche sont membres du réseau international INIBAP (International Network for Banana Genetic Resources). Cet organisme international a pour mission de conduire et de coordonner des recherches et de collecter des informations sur les ressources génétiques des bananiers.

L'organisation

La diversité des cultivars

Les bananiers sont membres de la famille des musacées.

es bananiers en culture
des bananiers en poly-
ix.

, Poyo et Williams —
triploïdes, les Caven-
niques portant sur la
des fruits. Leur exploi-
iel, sans rotation, qui

onsommation locale
s situations culturelles
des consommateurs.
néralement pas appel
rmes sauvages, sont
ents, ce sont les culti-
— Plantains, Figue
lus.

mées principalement
ts — c'est le cas des
objet de nombreuses
ketchup, mais aussi
est particulièrement
es par habitant et par
ins pays d'Afrique de
illénaires : le pseudo-
is appelé abaca), aux
s, des couvertures et
aux de variétés parti-
es préparations culi-
médicinales.

cés par nombre de
culture intensive, est
en développement.
e n'est d'ailleurs dis-
rté en priorité sur la

s les années 20, se
IA (Fundación Hon-
ir l'amélioration des
A-CNPMF (Empresa
squisa de Mandioca
es locaux de bana-
ir bananiers et plan-

tains), au Cameroun, et l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture), au Nigeria, mènent des recherches sur l'amélioration des bananiers Plantains sur le continent africain. Ces quatre centres de recherche s'intéressent, pour l'essentiel, à la création de nouvelles variétés tétraploïdes par croisement entre les variétés triploïdes et des clones diploïdes, sauvages ou améliorés, porteurs de résistances aux maladies. Le CIRAD, quant à lui, a opté dans sa station de la Guadeloupe pour une autre stratégie de croisement qui vise à créer des variétés triploïdes directement à partir du matériel végétal diploïde.

Parallèlement à ces activités de croisement, d'autres équipes ont concentré leurs efforts, à partir des années 80, sur la mutagenèse et sur la sélection des variants somaclonaux qui sont apparus à la suite du développement des techniques de culture *in vitro* pour la multiplication rapide et industrielle des vitro-plants de bananier. L'IAEA (International Atomic Energy Agency), basé en Autriche, évalue actuellement le comportement de variétés mutantes induites par l'application de rayons ionisants sur les bourgeons végétatifs. Pour leur part, le QDPI (Queensland Department of Primary Industry), en Australie, et le TBRI (Taiwan Banana Research Institute), à Taïwan, pratiquent une sélection clonale des variants pour aboutir à des variétés de banane d'exportation résistantes à la race 4 de la maladie de Panama.

Enfin, l'avènement des techniques de biologie cellulaire et moléculaire a favorisé l'émergence d'équipes qui travaillent sur la transformation génétique des bananiers. Des travaux de transformation par bombardement de particules sont menés en Europe par l'université catholique de Louvain, en Belgique, et par le CIRAD, en France, en partenariat avec l'université Paris XI et le CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza), au Costa-Rica. L'université Cornell, aux Etats-Unis, a développé l'utilisation d'*Agrobacterium tumefaciens* pour transformer les bananiers.

Depuis 1994, toutes ces activités d'amélioration génétique sont coordonnées au sein du réseau international des sélectionneurs de *Musa*, animé et soutenu par l'INIBAP (International Network for the Improvement of Banana and Plantain). Cet organisme international, placé sous l'autorité de l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), a pour mandat de promouvoir, de soutenir, de conduire et de coordonner les activités d'amélioration à l'échelle mondiale. Il a ainsi pour mission de favoriser les échanges de matériel végétal et la circulation des informations scientifiques entre les différents groupes de recherche.

L'organisation évolutive

La diversité des formes cultivées

Les bananiers sont des monocotylédones appartenant au genre *Musa*, de la famille des musacées dans l'ordre des zingibérales. Le genre *Musa* est composé

de quatre sections : *Australimusa* ($2n = 2x = 20$), *Callimusa* ($2n = 2x = 20$), *Rhodochlamys* ($2n = 2x = 22$) et *Eumusa* ($2n = 2x = 22$). Cette dernière section regroupe presque tous les bananiers cultivés. Si les bananiers sauvages sont tous diploïdes ($2n = 2x = 22$), les variétés cultivées sont quelquefois diploïdes, souvent triploïdes ($2n = 3x = 33$) et rarement tétraploïdes ($2n = 4x = 44$).

LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le bananier est une herbe géante, dont le pseudo-tronc, formé par l'emboîtement des gaines foliaires, mesure de 1 à 8 mètres (CHAMPION, 1963 ; figure 1). Les feuilles sont émises par le méristème terminal de la tige vraie, improprement appelée « bulbe », souterraine et de taille réduite. Le bourgeon situé à l'aisselle de chaque feuille donne éventuellement naissance à un rejet. Le rejets sont le mode naturel de reproduction des variétés cultivées. A la fin de la phase végétative, le changement de fonctionnement du méristème central provoque la croissance et l'allongement de la tige vraie au cœur du pseudo-tronc, puis l'émergence de l'inflorescence. L'inflorescence verticale, pendante ou subhorizontale est indéfinie et forme une grappe. Elle est constituée de spathes imbriquées, disposées en hélice, à l'aisselle desquelles naissent les rangées simples ou doubles de fleurs.

Ce sont les premières rangées de fleurs, couramment appelées « mains », qui forment le régime de fruits. Ces premières mains contiennent des fleurs dites femelles constituées d'un ovaire en position infère et d'étamines non fonctionnelles réduites à l'état de staminodes. Parfois, les étamines ne sont pas abortives et ces premières fleurs sont alors hermaphrodites. Chez les bananiers cultivés, les ovaires des fleurs femelles se remplissent de pulpe pour former le fruit, sans pollinisation ni formation de graines. La stérilité femelle est très forte, voire totale, chez de nombreux clones. Cependant, les fruits de certains clones cultivés produisent des graines lorsqu'ils sont pollinisés.

Après les fleurs femelles, apparaissent deux à trois mains de fleurs neutres avec toutes les pièces florales avortées, puis les mains de fleurs mâles constituées, à l'inverse des fleurs femelles, d'ovaires réduits, avortés, et d'étamines bien développées. Chez certains cultivars, la croissance du méristème terminal de l'inflorescence s'interrompt immédiatement après la sortie des premières fleurs femelles. Mais, en général, la croissance de l'inflorescence se poursuit indéfiniment pour former ce que l'on appelle le bourgeon mâle. S'il n'est pas coupé, ce bourgeon mâle prolongera sa croissance jusqu'à la maturité des fruits et la fanaison de la tige. Outre les espèces sauvages, de nombreux cultivars ont gardé une certaine fertilité pollinique dans les fleurs mâles.

LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

La morphotaxonomie a permis de caractériser les différentes variétés de bananiers et d'établir les bases de la classification botanique adoptée aujourd'hui (tableau 1). Les organes aériens présentent une forte variabilité. Les variations des

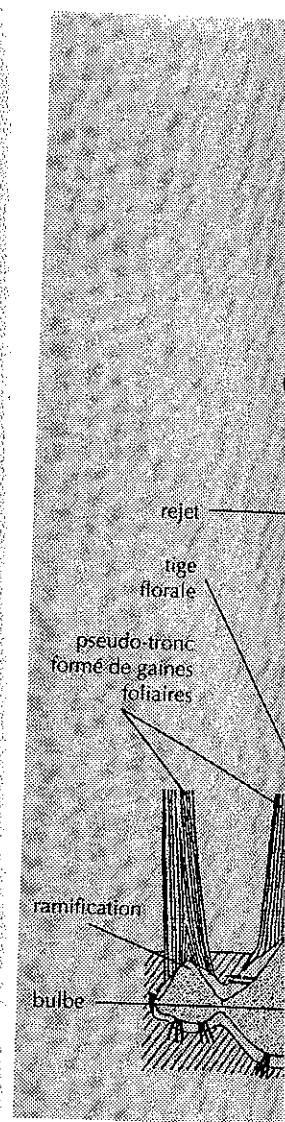


Figure 1. Représentation et coupe longitudinale de la tige.

organes végétatifs portent sur la présence et la couleur de la partie supérieure du canal pétiolaire et sur le développement des chimères de couleur. — engorgement, ou déformement compact des gaines foliaires

Musa sapientum ($2n = 2x = 20$),
2). Cette dernière section
bananiers sauvages sont
ont quelquefois diploïdes,
les ($2n = 4x = 44$).

nc, formé par l'emboîte-
AMPION, 1963 ; figure 1).
la tige vraie, impropre-
te. Le bourgeon situé à
ance à un rejet. Le reje-
tés cultivées. A la fin de
it du méristème central
ie au cœur du pseudo-
nce verticale, pendante
. Elle est constituée de
desquelles naissent les

appelées « mains », qui
ennent des fleurs dites
étamines non fonction-
ines ne sont pas abor-
s. Chez les bananiers
e pulpe pour former le
érilité femelle est très
it, les fruits de certains
inisés.

de fleurs neutres avec
rs mâles constituées, à
s, et d'étamines bien
néristème terminal de
e des premières fleurs
nce se poursuit indéfi-
e. S'il n'est pas coupé,
maturité des fruits et la
mbreux cultivars ont
s.

ites variétés de bana-
adoptée aujourd'hui
lité. Les variations des

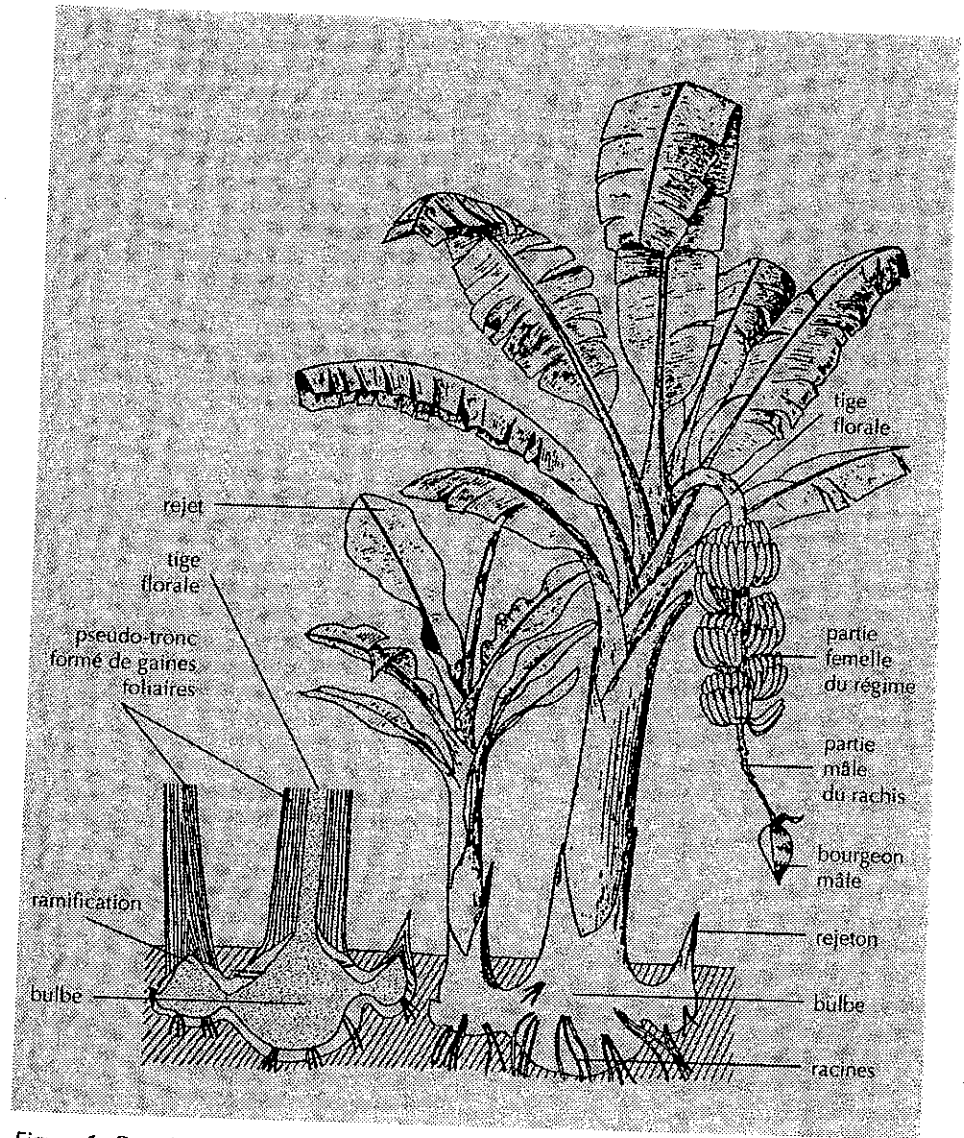


Figure 1. Représentation d'un bananier au moment de la fructification, avec ses rejets, et coupe longitudinale de la tige, d'après CHAMPION (1967).

organes végétatifs portent principalement sur la couleur du pseudo-tronc, sur la présence et la couleur des macules à la base des pétioles, sur la forme de la section du canal pétiolaire et sur la taille et le port de la plante. On connaît également des variations particulières dues au nanisme — engorgement, ou déformation des inflorescences due à un emboîtement plus compact des gaines foliaires, aspect trapu des feuilles, inhibition des rejets.

Tableau 1. Classification et répartition géographique des principaux cultivars

Sous-groupe	Cultivars	Type de fruit	Distribution
Groupe AA			
• Sucrier	Pisang Mas, Frayssinette, Figue Sucrée	dessert sucré	tous continents
• Pisang Lilin	—	dessert	Indonésie, Malaisie
• Pisang Berangan	—	dessert	Indonésie, Malaisie
• Lakatan	—	dessert	Philippines
Groupe AAA			
• Cavendish	Lacatan, Poyo, Williams, Grande Naine, Petite Naine	dessert	pays exportateurs
• Gros Michel	Gros Michel, Highgate, Cocos	dessert	tous continents
• Figue Rose	Figue Rose rose, Figue Rose verte	dessert	Philippines, Pacifique, Antilles
• Lujugira	Intuntu, Mujuba	à boire, à cuire	Afrique de l'Est
• Ibota	Yangambi km5	dessert	Indonésie, Afrique
Groupe AB			
Ney Poovan	Safet Velchi, Sūkari	dessert acide	Inde, Afrique de l'Est
Groupe AAB			
• Figue Pomme	Maçã, Silk	dessert acide	tous continents
• Pome	Prata	dessert acide	Inde, Malaisie, Australie, Brésil, Afrique de l'Ouest
• Mysore	Pisang Ceylan	dessert acide	Inde
• Pisang Kelat	Pisang Kelat	dessert	Inde, Malaisie
• Pisang Rajah	Pisang Rajah Bulu	à cuire	Malaisie, Indonésie
• Plantains	French, Corne, Faux Corne	à cuire	Afrique du Centre et de l'Ouest, Caraïbe, Amérique latine
• Popoulou	Popoulou	à cuire	Pacifique
• Laknao	Laknao	à cuire	Philippines
• Pisang Nangka	Pisang Nangka	à cuire	Malaisie
Groupe ABB			
• Bluggoe	Bluggoe, Matavia, Poteau, Cacambou	à cuire	Philippines, Caraïbe, Amérique latine
• Pelipita	Pelipita	à cuire	Philippines, Amérique latine
• Pisang Awak	Fougamou	dessert	Thaïlande, Inde, Philippines, Afrique de l'Est
• Peyan	—	à cuire	Philippines, Thaïlande
• Saba	Saba	à cuire	Philippines, Indonésie, Malaisie
Groupe AAAA	Champa Nasik	dessert	—

Les variations les plus importantes en conséquence, du régime de la couleur de la pulpe sont les fruits entre eux. Ainsi, les bananes fermes, que l'on ne retrouve pas à Popoulou, Bluggoe et Monfiques et utilisées, selon le régime de la bière. Les bananes dessert certains cultivars diploïdes du Brésil, neutre et univoque d'exportation. La variabilité s'exprime, pour sa part, par des bractées et des fleurs variétales soumises à de fortes variations. Elle varie de neuf à dix-huit dans le potentiel de

LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Tous les bananiers cultivés ont d'abord montré une variabilité structurelle. Cette hétérozygotie est plus ou moins sur une et le plus souvent sur deux paires de chromosomes entre paires de chromosomes du génome nucléaire à l'exception de confirmer la nature hybride d'hétérozygotie (CARREEL, 1957).

Les bananiers à fruits comestibles sont le résultat de la synthèse des deux espèces sauvages. Même si l'origine bispécifique est confirmée dès 1865, ce n'est qu'à partir de 1950 que la structuration du complexe a été formellement établie. La synthèse entre ces résultats et la méthode taxonomique relative des deux espèces et de nombreux caractères morphologiques, ces deux auteurs en ont conclu que la capacité à discriminer les bananiers par leur caractère est noté sur une échelle phénotypique des bananiers et 5 à celle des bananiers secs. Pour chaque cultivar, le niveau de variabilité pour chacun des quinze caractères par conséquent, son appartenance

Tableau 2. Déduction de la constitution génomique d'une variété à partir de son niveau de ploïdie et de son score; d'après SIMMONDS et SHEPHERD (1955).

Score théorique	Niveau de ploïdie		
	2x	3x	4x
15	AA (16-23)	AAA (15-21)	AAAA (15-20)
30			AAAB (27-35)
35		AAB (26-46)	
45	AB (46-49)		AABB (45-48)
55		ABB (59-63)	
60			ABBB (63-67)
75	BB (69)		

Les principaux groupes génomiques sont AA, AAA, AAB et ABB. Au sein de chaque groupe génomique, les cultivars qui dérivent les uns des autres par des mutations de rejets et qui présentent donc une forte proportion de caractères communs sont rassemblés en sous-groupes (tableau 1). Très récemment, l'analyse du génome par les marqueurs moléculaires a permis de mesurer des distances génétiques entre les clones cultivés (CARREEL, 1994). Ainsi, des clones morphologiquement éloignés mais appartenant au même sous-groupe, comme Lacatan et Petite Naine, chez les Cavendish, ou French et Vraie Corne, chez les Plantains, sont génétiquement très proches et ne diffèrent entre eux que par des mutations ponctuelles.

A partir de l'observation de l'ensemble des critères agromorphologiques, on a pu établir des fiches complètes de description morphotaxonomique, qui regroupent 123 caractères. Grâce à ces fiches, il a été possible de confirmer la structuration déjà établie et de distinguer les différents clones entre eux. Musaid, un logiciel d'aide à la détermination créé par le CIRAD, permet de gérer aisément ces informations (PERRIER et TEZENAS DU MONTCEL, 1990).

Le comportement des clones envers les maladies et les ravageurs révèle aussi une forte variabilité génétique. On connaît des clones résistants et des clones sensibles aux maladies foliaires comme les cercosporioses — maladie de sigatoka, provoquée par *Mycosphaerella musicola*, et maladie des raies noires, due à *M. fijiensis* (planche V, 2) — ou à la fusariose causée par différentes races de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. Dans le cas de la maladie des raies noires, deux types d'interaction entre l'hôte et le pathogène ont été identifiés. Ils se traduisent par une résistance totale ou par plusieurs niveaux de résistance partielle (FOURE et al., 1990). L'agent pathogène présente aussi une grande variabilité génétique (CARLIER et al., 1996). C'est ainsi que *M. acuminata burmannica* de type Calcutta 4, variété sauvage largement utilisée en amélioration pour sa résistance totale à la maladie des raies noires dans les conditions de l'Afrique et de

l'Amérique centrale, s'es présentes dans certaines z

LA STRUCTURATION DE LA ET L'ORGANISATION DU CC

Les bananiers sauvages bananiers cultivés, se re humides des forêts de fa d'Asie et de la zone du Pa

L'aire d'extension de *M.* Nouvelle-Guinée, et couv *M. acuminata* manifeste u espèces (CHEESMAN, 1947). grêles mais présentent d' régimes et des fruits. Le re développé pour les formes les plantes qui proviennent sous-espèces est due à l'isc les bananiers du fait de la g ont été définies selon les at

Le degré de parenté entre diploïdes (AA) et triploïdes (LEBOT et al., 1994) et RFL ainsi montré la transmissio mission paternelle du gé permis de préciser l'origi polymorphisme révélé ch celui des sous-espèces *M.* Toujours associée à l'une *zebrina* a participé à l'éi exemple, que l'on a pu rel types Plantains, Popoulou, encore montrer l'origine in de type Lujugira d'Afrique espèces *banksii*, *errans* et qui sont apparentés aux s saveur plus sucrée. Contrai tère farineux des bananie génome *balbisiana* mais à l

L'espèce *M. balbisiana* se r péninsule indochinoise. El répartition se situe sensible est moins variable que *M.*

l'Amérique centrale, s'est révélée sensible aux souches de l'agent pathogène présentes dans certaines zones du Pacifique (FULLERTON et OLSEN, 1993).

LA STRUCTURATION DE LA DIVERSITÉ ET L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES

Les bananiers sauvages séminifères du genre *Musa*, à l'origine de tous les bananiers cultivés, se rencontrent en bordure de forêts et dans les clairières humides des forêts de faible et moyenne altitude de la zone intertropicale d'Asie et de la zone du Pacifique ouest.

L'aire d'extension de *M. acuminata* s'étend d'ouest en est, de la Birmanie à la Nouvelle-Guinée, et couvre les Philippines et l'Indonésie. Sur cet axe, l'espèce *M. acuminata* manifeste une forte diversité morphologique, structurée en sous-espèces (CHEESMAN, 1947). Les formes sauvages, de hauteur variable, sont souvent grêles mais présentent d'amples variations dans la forme et la longueur des régimes et des fruits. Le rejetonnage de ces plantes est très variable : il est bien développé pour les formes originaires de la péninsule indo-malaise et inhibé pour les plantes qui proviennent de Papouasie-Nouvelle-Guinée. La différenciation de sous-espèces est due à l'isolement reproductif naturel dans lequel se sont trouvés les bananiers du fait de la géographie de la région. Entre sept et neuf sous-espèces ont été définies selon les auteurs (SIMMONDS, 1966 ; DE LANGHE et DEVREUX, 1960).

Le degré de parenté entre les sous-espèces de *M. acuminata* et les cultivars diploïdes (AA) et triploïdes a été établi à l'aide des marqueurs isoenzymatiques (LEBOT *et al.*, 1994) et RFLP des génomes nucléaires et cytoplasmiques. On a ainsi montré la transmission maternelle du génome chloroplastique et la transmission paternelle du génome mitochondrial (FAURE *et al.*, 1994), ce qui a permis de préciser l'origine des bananiers cultivés. La plus grande part du polymorphisme révélé chez les cultivars diploïdes et triploïdes correspond à celui des sous-espèces *M. acuminata* subsp. *banksii*, *errans* et *malaccensis*. Toujours associée à l'une des sous-espèces précédentes, *M. acuminata* subsp. *zebrina* a participé à l'élaboration de plusieurs cultivars. C'est ainsi, par exemple, que l'on a pu relier le génome *acuminata* des sous-groupes AAB des types Plantains, Popoulou, Laknao et Iholena à la sous-espèce *banksii*, ou bien encore montrer l'origine intersubspécifique *banksii-zebrina* des bananiers AAA de type Lujugira d'Afrique de l'Est. Les bananiers cultivés apparentés aux sous-espèces *banksii*, *errans* et *microcarpa* ont des fruits farineux, tandis que ceux qui sont apparentés aux sous-espèces *malaccensis* et *zebrina* ont des fruits à saveur plus sucrée. Contrairement à ce qui est communément admis, le caractère farineux des bananiers à cuire triploïdes AAB et ABB n'est pas dû au génome *balbisiana* mais à l'origine du génome *acuminata*.

L'espèce *M. balbisiana* se rencontre de l'Inde aux Philippines en passant par la péninsule indochinoise. Elle est absente des îles indonésiennes. Son aire de répartition se situe sensiblement plus au nord que celle de *M. acuminata*. Elle est moins variable que *M. acuminata* : si l'on peut différencier plusieurs types

partir de son

4x

AAA (15-20)

AAB (27-35)

ABB (45-48)

BBB (63-67)

. Au sein de
autres par des
le caractères
ement, l'ana-
urer des dis-
, des clones
upe, comme
Corne, chez
eux que par

ues, on a pu
i regroupent
structuration
un logiciel
nt ces infor-

révèle aussi
des clones
die de siga-
noires, due
es races de
aies noires,
s. Ils se tra-
ce partielle
variabilité
nannica de
our sa résis-
rique et de

proches, aucune sous-espèce n'a été reconnue. Les plantes sont très vigoureuses, avec un abondant rejetonnage et un très bon ancrage dans le sol. Généralement, elles manifestent des résistances très fortes, mais rarement totales, à la plupart des maladies. Leur hauteur excessive — 4,5 à 6 mètres — constitue leur principal défaut. A l'inverse de l'espèce *M. acuminata*, aucune plante parthénocarpique diploïde (BB) ou triploïde (BBB) originaire de cette seule espèce *M. balbisiana* n'a été trouvée.

Enfin, d'autres espèces sauvages ont participé, de façon marginale, à l'élaboration de quelques variétés cultivées. C'est le cas de *M. schizocarpa*, génome S, section *Eumusa*, et de *M. textilis*, génome T, section *Australimusa* (CARREEL, 1994).

Les espèces sauvages apparentées

L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Le caractère comestible des fruits résulte de la combinaison de la parthénocarpie et de la stérilité. La parthénocarpie, indépendante de la stérilité, constitue un avantage sélectif pour la domestication, les fruits des bananiers étant alors plus gros (DESSAUW, 1987).

La distribution géographique actuelle des cultivars ainsi que les travaux de cytogénétique (SIMMONDS, 1962) ont conduit à envisager que les premières étapes de l'évolution des bananiers cultivés se sont déroulées dans la zone malaise, considérée, en conséquence, comme le centre de domestication primaire. Cependant, CARREEL (1994), en s'appuyant sur l'étude des génomes cytoplasmiques et nucléaires des différentes sous-espèces de *M. acuminata*, avance l'hypothèse que la parthénocarpie proviendrait des sous-espèces *banksii* et/ou *errans*, qui sont originaires des îles philippines, du nord des Moluques en Indonésie et de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Il convient donc de considérer cette région comme le centre primaire de diversification; la zone malaise étant plutôt un centre de domestication secondaire, en particulier pour les bananiers de type dessert.

L'évolution des bananiers se serait déroulée selon cinq étapes non linéaires mais interdépendantes (SIMMONDS et SHEPHERD, 1955; figure 2). Dans un premier temps, l'homme aurait sélectionné des types sauvages présentant un début de parthénocarpie et de stérilité femelle. La multiplication clonale et les hybridations encore possibles à ce stade auraient ensuite permis d'accumuler au sein des cultivars des modifications chromosomiques structurales à l'état hétérozygote, ce qui a entraîné un renforcement de la stérilité. La triploïdie résulterait de la pollinisation de gamétophytes non réduits par des diploïdes fertiles. L'apparition ultérieure de tétraploïdes — seuls deux tétraploïdes naturels de bananiers ont été identifiés — serait due au même processus appliqué à des clones triploïdes. Ces quatre premières étapes, liées au mode de reproduction sexuée et à ses anomalies, auraient conduit à la structuration des formes

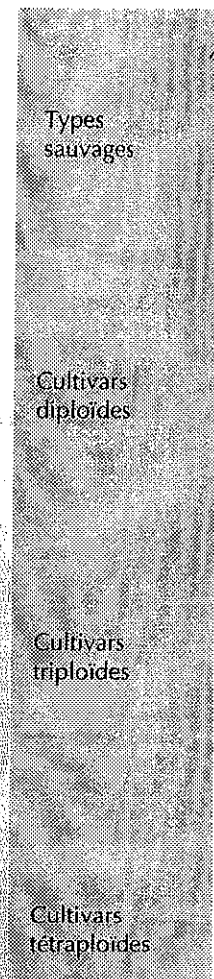


Figure 2. Schéma de l'évolution des bananiers cultivés. s : sauvage, cv : cultivar.

cultivées en groupe de ces cultivars, c'est exclusivement végétales qui a favorisé leur diversification. L'Ouest illustrent p Cette évolution a donné naissance à des hybrides *siana*, voire entre

Les plantes sont très vigou-
s bon ancrage dans le sol.
; très fortes, mais rarement
cessive — 4,5 à 6 mètres —
oèce *M. acuminata*, aucune
le (BBB) originaire de cette

açon marginale, à l'élabora-
M. schizocarpa, génome *S*,
tion *Australimusa* (CARREEL,

raison de la parthénocarpie
la stérilité, constitue un
bananiers étant alors plus

si que les travaux de cyto-
que les premières étapes de
ans la zone malaise, consi-
stication primaire. Cepen-
énomes cytoplasmiques et
inata, avance l'hypothèse
s banksii et/ou *errans*, qui
luques en Indonésie et de
idérer cette région comme
étant plutôt un centre de
niers de type dessert.

cinq étapes non linéaires
; figure 2). Dans un pre-
sauvages présentant un
ultiplication clonale et les
suite permis d'accumuler
ques structurales à l'état
la stérilité. La triploïdie
réduits par des diploïdes
s deux tétraploïdes natu-
me processus appliqué à
es au mode de reproduc-
structuration des formes

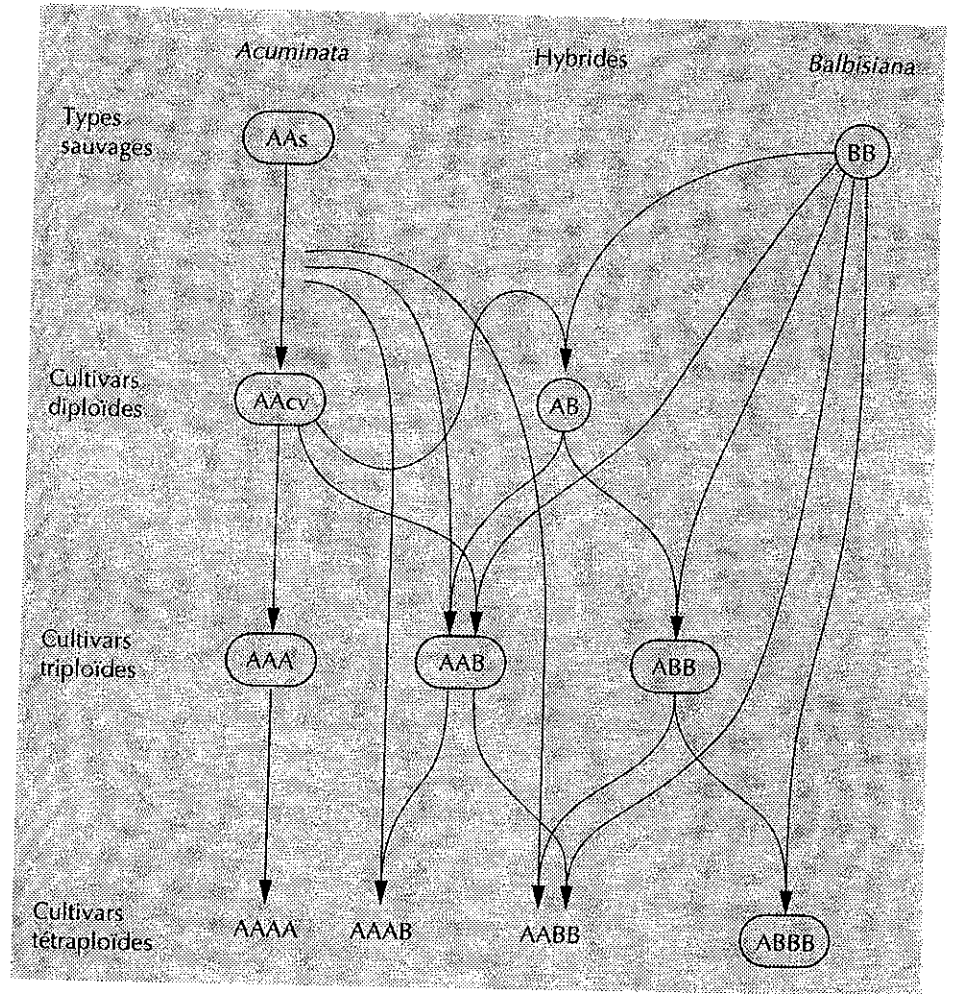


Figure 2. Schéma d'évolution des bananiers, d'après SIMMONDS et SHEPHERD (1955). s : sauvage, cv : cultivés.

cultivées en groupes et sous-groupes de clones. Enfin, le mode de reproduction de ces cultivars, caractérisés par une forte stérilité au moins femelle, est devenu exclusivement végétatif. L'utilisation par l'homme de la multiplication clonale a favorisé les mutations somatiques à l'intérieur des sous-groupes et a abouti à leur diversification. L'extension et la diversification des Plantains en Afrique de l'Ouest illustrent parfaitement cette dernière étape.

Cette évolution a porté sur les espèces présentes dans un biotope donné. Elle a donné naissance selon les cas à des cultivars monospécifiques *M. acuminata*, ou à des hybrides interspécifiques entre les espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana*, voire entre les sections *Eumusa* et *Australimusa*.

LA DOMESTICATION ET LA DISPERSION

Des traces fossiles de fruits typiques de bananiers datant de l'ère tertiaire auraient été retrouvées en Inde centrale. Bien que l'on dispose de peu d'informations, il semble que le bananier soit une des premières plantes qui aient été domestiquées dans le Sud-Est asiatique. La sélection par l'homme n'a pas toujours été liée à la consommation des fruits et de nombreuses autres utilisations subsistent à travers le monde.

Avant notre ère, les bananiers étaient cultivés de l'Inde au Pacifique, du nord de l'Australie à l'île de Taïwan, voire au sud du Japon avec *M. basjoo*, espèce que l'on trouve dans les jardins en France aujourd'hui. Ils ont été introduits en Afrique par vagues successives. Il y a plus de 3 000 ans, les Plantains et probablement quelques diploïdes ont gagné les premiers l'Afrique de l'Est, par Pemba et Zanzibar, à partir du Sud-Est asiatique (DE LANGHE, 1995). Les ethnies de langues bantoues les ont diffusés jusqu'en Afrique de l'Ouest. De nos jours, les Plantains ont presque disparu de la côte d'Afrique de l'Est; on les rencontre, en revanche, dans toutes les zones humides de l'Afrique du Centre et de l'Ouest. Au ^ve siècle, une seconde vague d'introduction a concerné les bananiers dits d'altitude d'Afrique de l'Est : les Mutika-Lujugira, bananiers à bière et à cuire provenant d'Indonésie, qui ont probablement transité par Madagascar.

Sur le continent américain, l'apparition des bananiers de type dessert est liée à la découverte du Nouveau Monde au ^{xv}e siècle. Cependant, certains auteurs émettent l'hypothèse que des types à cuire — Plantains et Popoulou — seraient arrivés plus tôt sur la côte ouest de l'Amérique du Sud, au Pérou et en Equateur, vers 200 avant notre ère directement à partir des Philippines (LANGDON, 1993). Cette colonisation précoce pourrait expliquer l'extension des bananiers dans le Pacifique est, mais ces hypothèses demeurent controversées.

LES FLUX DE GÈNES

Dans la zone d'origine des bananiers, où les formes séminifères sont toujours présentes, on a identifié quelques hybrides entre les sections, comme le clone Yawa 2, qui est un cultivar tétraploïde de constitution génomique ABBT, ainsi que de nombreux hybrides interspécifiques, AB et AS. Compte tenu de la variabilité observée dans l'espèce *M. acuminata*, des hybrides interspécifiques se rencontrent également à l'état sauvage.

Pour les variétés cultivées, les échanges de gènes sont limités par deux facteurs : la stérilité des clones et leur éloignement du centre d'origine où se trouvent encore les espèces sauvages fertiles. La stérilité des variétés cultivées résulte avant tout de diverses anomalies d'appariement des chromosomes durant la méiose. Ces anomalies sont liées à l'hétérozygotie structurale des clones, à l'homologie partielle des génomes *acuminata* et *balbisiana* chez les hybrides interspécifiques et à la triploïdie de la majorité des cultivars, qui aboutit à la formation de gamètes déséquilibrés (BAKRY *et al.*, 1990). D'autres phénomènes liés à l'expression des gènes entraînent des anomalies morphologiques et physiologiques des fleurs : asynchronismes, décalage de réceptivité, etc.

De ce fait, les échanges de gènes cultivés s'observent très rarement possibles et largement utilisés p

L'amélioration gén

Les types variétaux

En matière de culture bananière destinées au marché d'exportation, parfois très importants, relèvent de la culture de subsis

La culture de la banane pour l'exportation a été introduite en Amérique latine en 1870 en Jamaïque, où les bananes Gros Michel vers les îles du Costa Rica, où Keith installe la culture à Fyffe, à partir des Canaries, avec une autre variété, Petite Canarie, aux Canaries depuis le début du transport débute en 1903.

C'est au cours de cette période de culture et d'exportation massive que le Gros Michel se caractérise par sa rusticité et sa taille n'autorisait que la plantation en lignes et rendait difficile le traitement des plants. L'aspersion s'effectuait alors par aspersion adaptée aux méthodes extensives. Dans les plantations de bananiers ne cultivées sur sol, la productivité des plants diminue rapidement en raison de la formation de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* de la souche puis des gains de rendement dès 1903 au Costa Rica, a incité à cultiver de nouvelles terres, aucun traitement n'étant appliqué sur ces nouvelles terres a cessé dans les années 1920. On a lancé avec les variétés du Gros Michel de Panama. Amorcée en 1940, la culture d'une réorientation des pratiques de changements dans les conditions de culture a entraîné une révision des

De ce fait, les échanges de gènes entre les bananiers sauvages et les bananiers cultivés s'observent très rarement en conditions naturelles. Ils sont cependant possibles et largement utilisés par les programmes d'amélioration génétique.

L'amélioration génétique

Les types variétaux

En matière de culture bananière, il convient de distinguer les productions destinées au marché d'exportation de celles qui s'adressent aux marchés intérieurs, parfois très importants comme en Inde, au Brésil et en Afrique, ou qui relèvent de la culture de subsistance dans un système vivrier.

La culture de la banane pour l'exportation a connu depuis un siècle plusieurs étapes (MAILLARD, 1986). Elle n'a vraiment débuté qu'à la fin du siècle dernier : dès 1870 en Jamaïque, où Baker organise les premières exportations de bananes Gros Michel vers les marchés d'Amérique du Nord ; en 1880, à partir du Costa Rica, où Keith installe une filière équivalente. Deux ans plus tard, Fyffe, à partir des Canaries, commence d'approvisionner le marché anglais avec une autre variété, Petite Naine, du sous-groupe des Cavendish, présente aux Canaries depuis le début du xv^e siècle. La réfrigération des fruits durant le transport débute en 1903.

C'est au cours de cette période pionnière que les méthodes de culture industrielle et d'exportation massive d'un fruit fragile ont été établies. La variété Gros Michel se caractérise par sa rusticité et la robustesse de ses fruits, qui permet de les expédier sous la forme de régimes entiers, nus ou emballés. Mais sa haute taille n'autorisait que la plantation à faible densité — 800 plantes par hectare — et rendait difficile le traitement des plantes contre les maladies foliaires, qui s'effectuait alors par aspersion sous frondaison. Cette variété était parfaitement adaptée aux méthodes extensives pratiquées ; les superficies occupées par les plantations de bananiers ne cessaient de croître en Amérique centrale. Parallèlement, la productivité des plantations baissait régulièrement du fait d'un flétrissement des plantes dû à la forte sensibilité de cette variété à un champignon du sol, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*, qui bouche les vaisseaux conducteurs de la souche puis des gaines foliaires. Cette maladie, dite de Panama, identifiée dès 1903 au Costa Rica, a incité les planteurs à prospecter sans cesse de nouvelles terres, aucun traitement fongicide n'étant efficace. Cette quête de nouvelles terres a cessé dans les années 60 grâce à un programme de reconversion lancé avec les variétés du sous-groupe des Cavendish, résistantes à la maladie de Panama. Amorcée en 1945, cette reconversion ne s'est réalisée qu'au prix d'une réorientation des pratiques culturales vers une forte intensification et de changements dans les conditions de transport des fruits, plus fragiles. Elle a entraîné une révision des normes des marchés d'Amérique du Nord, qui

devaient accepter une banane plus petite. Auparavant, des systèmes de culture intensive avaient été adoptés par les producteurs des Canaries, des Antilles françaises et d'Afrique, qui dès les années 30 avaient opté pour les Cavendish en raison de leur meilleure résistance au vent et à la sécheresse.

Actuellement, la totalité de la production des bananiers pour l'exportation provient du sous-groupe des Cavendish, où les cultivars ne diffèrent entre eux que par des mutations. Cinq clones, qui se distinguent uniquement par leur taille et par quelques caractères associés, ont été cultivés par le passé : Lacatan, Valéry, Poyo, Grande Naine et Petite Naine. Dans les itinéraires techniques mal contrôlés, les producteurs choisissaient des variétés de grande taille (plus de 4 mètres), moins sensibles aux problèmes d'engorgement des bouquets foliaires liés à des situations de stress hydrique ou nutritionnel. Cependant, dans la mesure où les itinéraires techniques sont mieux contrôlés maintenant, la sensibilité aux coups de vent et la moindre productivité de ces variétés leur font préférer des variétés de taille intermédiaire, plus productives comme Grande Naine et Williams.

Tous ces cultivars de Cavendish, distincts d'un point de vue agronomique, sont difficiles à différencier par les méthodes les plus fines de la biologie moléculaire. Par ailleurs, ils ont sensiblement le même comportement à l'égard du complexe parasitaire. La production de banane dessert pour l'exportation, soit 10 à 12 millions de tonnes par an, est donc à la merci d'un nouveau pathogène. C'est déjà le cas avec l'extension de la race 4 de *F. oxysporum* f. sp. *cubense*, apparue sur les Cavendish dans les zones subtropicales de production, en Afrique du Sud, aux Canaries, en Australie et à Taïwan.

La production pour les marchés locaux, plus diversifiée, est estimée à 64 millions de tonnes par an. La banane douce ou dessert représente 43 % de cette production, la banane à cuire, 40 % et les 17 % restant sont des bananes d'utilisation mixte (INIBAP, 1993). De nombreux cultivars de bananier génétiquement très différents les uns des autres sont cultivés en Asie du Sud-Est et dans le Pacifique. La diversité des cultivars existant au sein d'une même structure de production — champ, parcelle, exploitation — est d'autant plus réduite qu'on s'éloigne du centre d'origine du complexe d'espèces pour aller vers des régions où seuls quelques exemplaires de bananiers ont été introduits. Ainsi, la production et la consommation du Brésil, l'un des trois plus gros pays producteurs de bananes au monde avec l'Inde et l'Ouganda, reposent pour l'essentiel sur des variétés sucrées et acidulées appartenant aux sous-groupes des Figue Pomme et des Pome. En Afrique de l'Ouest et du Centre, la production s'appuie sur les bananes à cuire du sous-groupe des Plantains, qui comprend plus d'une centaine de cultivars. En Afrique de l'Est, elle provient surtout des bananes à bière, différentes des Plantains. Les Européens et les Nord-Américains ne consomment quasiment que des Cavendish. A l'opposé, les Asiatiques consomment toutes sortes de banane : Pisang Mas (la petite Figue Sucrée), Pisang Awak et Lakatan, pour les plus connues, mais aussi Pisang Tandok du sous-groupe des Plantains, Gros Michel et Figue Pomme.

Les objectifs de s

La priorité de tous le années 20, la création objectifs secondaires la production et des

Tableau 3. Objectifs d

Sous-groupe	Régions
Cavendish (AAA) type dessert	Amérique Caraïbes Philippines Afrique
Figue Pomme (AAB) type dessert	Brésil Inde Australie Asie du Sud-Est
Pisang Awak (ABB) type dessert	Asie Afrique
Bananes de l'Afrique de l'Est (AAA) types dessert et à bière	Afrique
Plantains (AAB) type à cuire	Afrique Amérique Inde
Popoulou, Maïa Maïli (AAB) type à cuire	Pacifique
Saba, Bluggoe (ABB) type à cuire	Asie du Sud-Est Toutes les régions marginales Amérique Caraïbes

Les objectifs de sélection

La priorité de tous les programmes d'amélioration génétique est, depuis les années 20, la création de variétés résistantes aux maladies et aux ravageurs. Les objectifs secondaires sont plus spécifiques des contextes socio-économiques de la production et des sensibilités naturelles des variétés (tableau 3). Pour les

Tableau 3. Objectifs de sélection des bananiers.

Sous-groupe	Régions de production	Type de culture	Objectifs d'amélioration
Cavendish (AAA) type dessert	Amérique latine Caraïbe Philippines Afrique de l'Ouest	Banane d'exportation Système intensif	Résistance aux maladies (raies noires, sigatoka, Panama race 4), aux nématodes, au charançon Ralentissement du mûrissement du fruit
Figue Pomme, Pome (AAB) type dessert	Bésil, Inde Australie Asie du Sud-Est	Marchés locaux et régionaux Système vivrier Système extensif Quelques cas d'intensification	Résistance aux maladies (raies noires, sigatoka, Panama) Productivité Qualité des fruits (fragilité) Adaptation au froid
Pisang Awak (ABB) type dessert	Asie Afrique de l'Est	Marchés locaux Système vivrier	Résistance à la maladie de Panama
Bananes de l'Afrique de l'Est (AAA) types dessert et à bière	Afrique de l'Est	Marchés locaux Système vivrier	Résistance aux maladies (Panama, raies noires), aux nématodes et au charançon
Plantains (AAB) type à cuire	Afrique de l'Ouest Amérique latine Inde	Marchés locaux Système vivrier Système extensif Quelques cas d'intensification	Résistance à la maladie des raies noires, aux nématodes et au charançon Productivité Rejetonnage
Popoulou, Maïa Maoli (AAB) type à cuire	Pacifique	Marchés locaux Système vivrier	Résistance aux maladies (Panama, raies noires)
Saba, Bluggoe (ABB) type à cuire	Asie du Sud-Est Toutes zones marginales Amérique latine Caraïbe	Marchés locaux Système vivrier Industrie de transformation	Résistance à la maladie de Moko et aux nématodes

bananes d'exportation, les travaux sont orientés vers la recherche de variétés précoces, à forte productivité, avec des régimes parfaitement cylindriques, dont la longueur des fruits est homogène ce qui facilite l'emballage et la commercialisation. Pour les marchés intérieurs, les variétés doivent présenter une tolérance accrue aux contraintes biotiques et abiotiques. Elles doivent être dotées de systèmes racinaires puissants, qui permettent un bon ancrage des plantes dans le sol et une prospection efficace des ressources hydriques et minérales. Enfin, elles doivent supporter des conditions rudimentaires de transport et de conservation. La préférence sera donnée aux variétés de petite taille, moins sensibles aux coups de vents, qui provoquent la cassure des pseudotruncs, voire le dessouchage des plantes.

Parallèlement, les développements récents de la biologie moléculaire, des méthodes de transformation génétique et des techniques de culture de tissus ont ouvert la voie à de nouveaux objectifs de sélection. L'introduction de gènes exogènes dans les variétés actuelles permettra d'obtenir, probablement dans un futur proche, des variétés résistantes aux viroses et aux principaux herbicides. Dans un autre domaine, après les succès enregistrés sur la tomate, des recherches sont maintenant engagées sur le bananier pour créer des variétés qui présenteraient un ralentissement du mûrissement des fruits afin de faciliter leur commercialisation. Enfin, certaines équipes envisagent d'utiliser des bananes génétiquement transformées pour vacciner les populations humaines des pays en développement.

Les méthodes d'amélioration génétique

LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La stérilité des bananiers cultivés est un handicap pour le sélectionneur. Cependant, cette stérilité n'est pas totale et certaines variétés peuvent produire quelques graines lorsqu'elles sont pollinisées manuellement. La création de variabilité peut donc s'effectuer par la voie sexuée. D'autres méthodes sont aussi utilisées : la mutagenèse, la variation somaclonale et la transformation génétique.

LA CRÉATION VARIÉTALE PAR CROISEMENT

Deux stratégies radicalement différentes sont mises en œuvre pour le bananier. La première vise à créer des variétés tétraploïdes, la seconde à obtenir des variétés triploïdes.

L'obtention de variétés tétraploïdes

En dépit de leur forte stérilité, certaines variétés triploïdes produisent de rares gamètes maternels non réduits ($n = 3x = 33$), qui, après pollinisation avec un clone diploïde, sont à l'origine de graines contenant des embryons tétraploïdes capables de germer (MENENDEZ et SHEPHERD, 1975 ; BAKRY et HARRY, 1992a). La démarche consiste à associer l'intégralité du génome de la variété

cultivée à un génome hybrides proches (figure 3). De Panama à la variété de type dessert et nématodes. Les gamètes maternels sont généralement variables d'amélioration de des espèces sauvages ou bien, et surtout variétés diploïdes aux ravageurs et à Cette démarche présente l'avantage, de produire un bon potentiel de

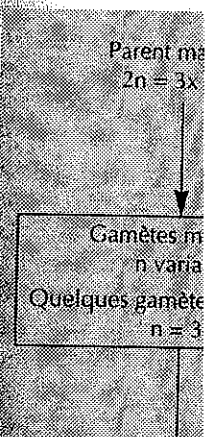


Figure 3. Création de variétés triploïdes.

la recherche de variétés
faitement cylindriques,
l'emballage et la com-
s doivent présenter une
ues. Elles doivent être
nt un bon ancrage des
ressources hydriques et
rudimentaires de trans-
variétés de petite taille,
la cassure des pseudo-

logie moléculaire, des
es de culture de tissus
ion. L'introduction de
obtenir, probablement
et aux principaux her-
strés sur la tomate, des
our créer des variétés
fruits afin de faciliter
isagent d'utiliser des
populations humaines

sélectionneur. Cepen-
ent produire quelques
ion de variabilité peut
nt aussi utilisées : la
génétique.

re pour le bananier.
onde à obtenir des

produisent de rares
: pollinisation avec
des embryons tétra-
; BAKRY et HARRY,
nome de la variété

cultivée à un génome paternel haploïde porteur de résistances pour créer des hybrides proches de la variété maternelle de référence et résistants aux maladies (figure 3). Développé dès 1922 pour conférer la résistance à la maladie de Panama à la variété Gros Michel, ce schéma a été repris avec d'autres variétés de type dessert et à cuire pour la résistance à la maladie des raies noires et aux nématodes. Les gamètes triploïdes du parent maternel étant fixés — ou très faiblement variables en raison d'éventuelles recombinaisons —, tous les efforts d'amélioration doivent porter sur les parents paternels. Ceux-ci peuvent être des espèces sauvages sans valeur agronomique mais porteuses de résistances, ou bien, et surtout, des clones d'élite issus de l'amélioration intensive de variétés diploïdes, qui associent des résistances aux maladies, des tolérances aux ravageurs et de bonnes caractéristiques du régime (ROWE et ROSALES, 1993). Cette démarche présente l'avantage, si ces caractères sont transmis à la descendance, de produire en une seule hybridation des individus résistants ayant un bon potentiel de production.

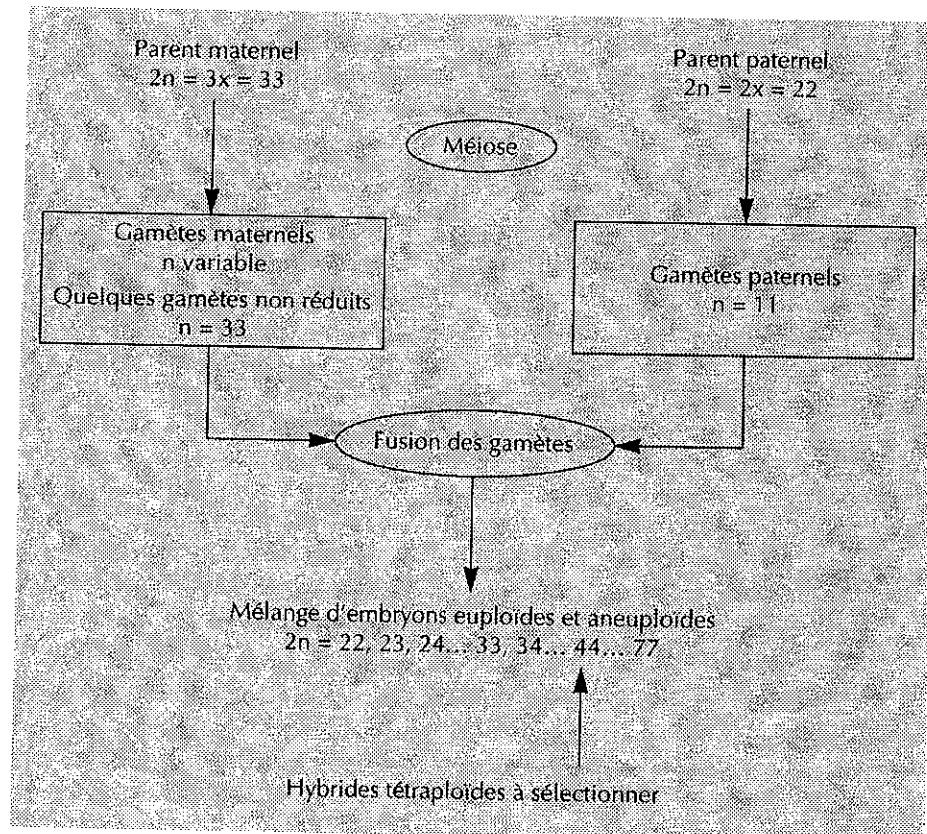


Figure 3. Création de variétés tétraploïdes par restitution des gamètes maternels de variétés triploïdes.

Pour le sous-groupe des Plantains, les programmes de la FHIA, de l'IITA et du CRBP ont abouti à de nombreux hybrides en suivant cette démarche. Ces hybrides proviennent principalement de croisements avec une espèce sauvage — le clone Calcutta 4 de *M. a. burmannica*, au CRBP et à l'IITA — et avec des clones diploïdes améliorés — SH3142 à la FHIA et M53, au CRBP. Ces génotypes sont résistants à la maladie des raies noires et possèdent généralement des caractères agronomiques plus intéressants que leur parent maternel : des régimes plus gros, un meilleur rejetonnage et une taille réduite (VUYLSTEKE *et al.*, 1993). Cependant, bien que la majorité de ces génotypes ait une qualité de fruit acceptable, très peu d'entre eux atteignent la qualité culinaire des parents maternels.

Pour les bananiers dessert de type Prata, le CNPMF au Brésil a créé des variétés tétraploïdes, résistantes à la maladie de Panama et très productives, en pollinisant des variétés douces et acides, traditionnelles de ce pays, avec le clone Calcutta 4 et la variété diploïde P. Liliin (SHEPHERD *et al.*, 1994). Ces variétés sont maintenant plantées dans les zones où la maladie de Panama interdit la culture des variétés traditionnelles. A la FHIA, un bananier de type Prata nain a été croisé avec le diploïde amélioré SH3142. Le cultivar FHIA01 qui en est résulté présente de bonnes caractéristiques de résistance à la maladie des raies noires, aux nématodes et à la maladie de Panama. Il est connu aujourd'hui sous le nom de Goldfinger. D'autres hybrides ont été produits selon ce même schéma de croisement. Cette démarche, en dépit de ses succès récents, n'a toutefois pas que des avantages. Elle se heurte en effet à un certain nombre de contraintes, à commencer par la faible fertilité des parents femelles, qui impose un lourd travail de pollinisation pour disposer d'un effectif suffisant de descendances (tableau 4). Les plantes ont un port retombant, caractéristique des clones tétraploïdes, qui leur confère une tendance à la cassure des pétioles des feuilles en période ventée. Enfin, plus fertiles que les triploïdes, elles produisent parfois des graines, très dures, qui rendent les fruits impropres à la consommation. Les essais de rétrocroisement de ces tétraploïdes avec d'autres diploïdes améliorés n'ont jamais débouché sur la production d'hybrides triploïdes intéressants en raison des recombinaisons lors de la méiose du parent maternel tétraploïde. C'est donc une amélioration en cul-de-sac, qui interdit l'emploi des méthodes de récurrence pour améliorer le parent polyploïde (STOVER et BUDDENHAGEN, 1986).

La création de variétés triploïdes

Le CIRAD a mis au point une stratégie originale d'amélioration fondée sur la création de triploïdes à partir d'un matériel végétal diploïde, naturel ou amélioré (BAKRY *et al.*, 1990). Après avoir été sélectionnés, les meilleurs diploïdes sont traités à la colchicine pour former des auto ou des allotétraploïdes (figure 4). Ces tétraploïdes sont croisés avec d'autres diploïdes afin de produire des individus triploïdes. Cette démarche a au moins quatre avantages : les structures génétiques sélectionnées au niveau diploïde sont conservées, en totalité ou en

Tableau 4. Comparaison de la sélection des hybrides

Production des hybrides

- Régimes pollinisés
- Régimes arrivant à maturité
- Régimes contenant des graines
- Graines par régime
- Graines (total)
- Embryons cultivés *in vitro*
- Embryons germés *in vitro*
- Individus au champ (total)

Sélection des hybrides

- Première sélection des vrais tétraploïdes
- Sélection finale des tétraploïdes
- Première sélection des triploïdes
- Sélection finale des triploïdes

partie, dans les triploïdes la stérilité souhaitée ; l'utilisation dans certains cas il est aisé d'opérer une sélection d'exploiter la grande diversité possible d'intégrer à la sélection l'emploi de nouveaux parents de races de champignons aux objectifs de sélection. Cette démarche nécessite un préalable des ressources

Les génotypes destinés à la sélection du type de bananier doivent posséder des caractéristiques agronomiques, de fertilité paternelle et/ou maternelle, qui peuvent être obtenus par

Tableau 4. Comparaison de la fertilité des géniteurs et des taux d'obtention et de sélection des hybrides dans les deux stratégies de croisement du bananier.

	Création de tétraploïdes $3x \times 2x \rightarrow 4x$ parent femelle cultivar		Création de triploïdes $2x \times 4x \rightarrow 3x$ parent femelle sauvage	
	quantité	ratio (%)	quantité	ratio (%)
Production des hybrides				
• Régimes pollinisés	1 000		1	
• Régimes arrivant à maturité	860		1	
• Régimes contenant des graines	258	26	1	100
• Graines par régime	3		3 000	
• Graines (total)	774		3 000	
• Embryons cultivés <i>in vitro</i>	774		500	
• Embryons germés <i>in vitro</i>	193	25	250	50
• Individus au champ (total)	174	22	250	50
Sélection des hybrides				
• Première sélection des vrais tétraploïdes	8	5		
• Sélection finale des tétraploïdes	2	1		
• Première sélection des triploïdes			50	20
• Sélection finale des triploïdes			15	6

← pour les hybrides de Plantains

pour les hybrides de type Figue Pomme →

partie, dans les triploïdes finaux ; la nature triploïde des hybrides leur confère la stérilité souhaitée ; l'utilisation de parents sauvages très fertiles permet de produire dans certains cas de nombreuses descendance triploïdes dans lesquelles il est aisé d'opérer une sélection (tableau 4) ; cette méthode de création permet d'exploiter la grande diversité du matériel végétal diploïde. Elle offre de plus la possibilité d'intégrer à tout moment de nouveaux critères de sélection — grâce à l'emploi de nouveaux parents — pour répondre rapidement soit à l'apparition de races de champignons pathogènes jusqu'alors inconnues, soit à d'autres objectifs de sélection. Ce travail de création repose sur une bonne connaissance préalable des ressources génétiques disponibles.

Les génotypes destinés au traitement à la colchicine sont sélectionnés en fonction du type de bananier à créer — à cuire ou dessert —, de leurs caractéristiques agronomiques, de leur comportement à l'égard des maladies et de leur fertilité paternelle et/ou maternelle. Des diploïdes améliorés par rapport aux parents, notamment avec une résistance accrue à la maladie des raies noires, peuvent être obtenus par croisement.

Grâce au traitement à la colchicine des bananiers diploïdes en prolifération *in vitro*, on a pu produire de nombreux autotétraploïdes AAAA et allotétraploïdes AABB, identifiés par cytométrie en flux. Le croisement de ces diploïdes doublés avec d'autres clones diploïdes a donné des hybrides triploïdes mono et interspécifiques (figure 4). Les premières observations montrent que, par rapport aux diploïdes, les triploïdes AAA et AAB se caractérisent par une vigueur plus forte et par des régimes de taille et de poids moyen plus élevés. La variabilité interfamille des descendances dépend largement des couples de parents choisis. Elle est dans tous les cas bien supérieure à la variabilité intrafamille. Alors que le caractère de parthénocarpie ségrège dans les descendances triploïdes lorsque *M. balbisiana* (clone sauvage) est utilisé comme parent femelle, on n'observe aucune ségrégation pour ce caractère dans les descendances AAA, où les deux parents *acuminata* sont des cultivars. En 1995, le CIRAD a sélectionné plusieurs hybrides AAB de type dessert obtenus à partir de croisements entre un clone de *M. balbisiana*, utilisé comme parent femelle, et divers autotétraploïdes de *M. acuminata* (AAAACv), pris comme parents mâles — IRFA909 et IRFA910, entre autres (planche V, 3).

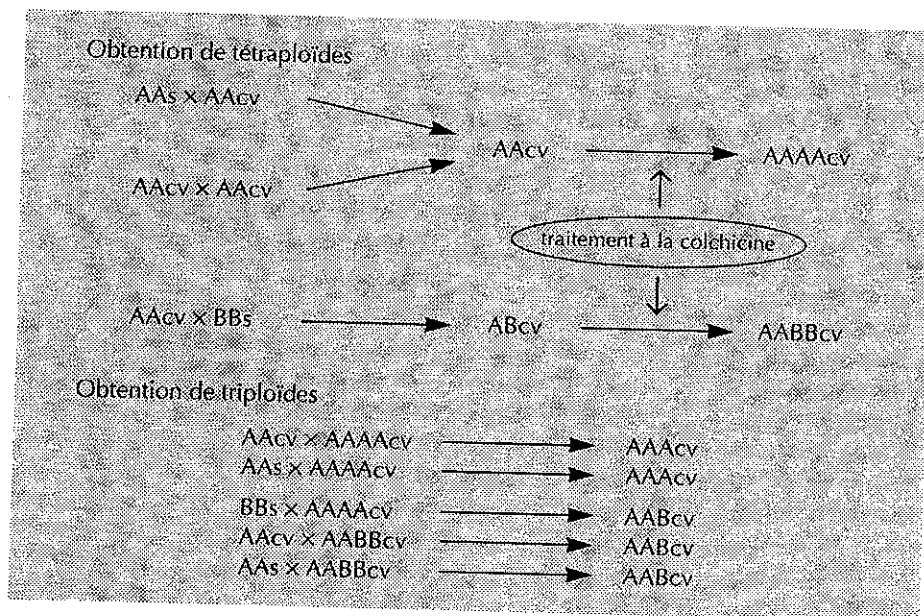


Figure 4. Schéma de synthèse des variétés triploïdes à partir de clones diploïdes. s : sauvage, cv : cultivé.

LES AUTRES MÉTHODES DE CRÉATION VARIÉTALE

La micropropagation des bananiers par la prolifération de méristèmes végétatifs *in vitro* a connu un essor remarquable au cours de la dernière décennie.

Cette méthode est maintenant utilisée pour la production de variétés génétiques, mais aussi pour la production de variations morphologiques issues de prolifération *in vitro*. Les résultats décevants de l'application de type tétraploïde, qui accroit la variabilité des variations somaclonales, ont conduit à l'arrêt artificiellement des mutations.

Les variations somaclonales

En opérant une sélection rigoureuse, on obtient chacun une phase de sélection. En champ, on a identifié des variétés de résistance aux agents pathogènes. Parmi les vitroplants d'une variété de la maladie de Panama, a été sélectionné à l'échelle internationale défavorable, mais, par une autre sélection, Tai-Chiao a été caractérisé de la production.

La mutagenèse expérimentale

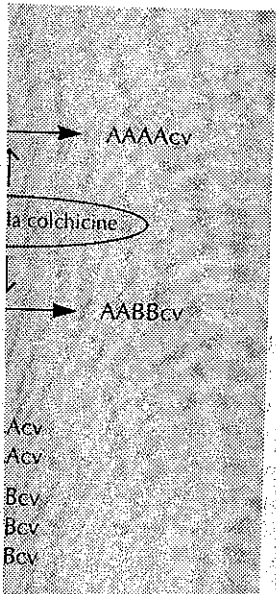
Pour élargir le registre de variétés, d'autres équipes se sont appuyées sur des traitements chimiques de 20 à 60 grays. D'une manière générale, les variétés appliquées sur des proliférations régénérées présentent de nombreuses anomalies des feuilles, de croissance et de rendement (et al., 1990).

L'IAEA a ainsi sélectionné une variété dont les régimes sont plus compactes et de qualité supérieure. A partir de cette variété, connue pour sa résistance naturelle, une variété sans valeur commerciale, le Giant Parfitt, qui a conservé sa résistance et commerciale est acceptable.

LES BIOTECHNOLOGIES

L'amélioration génétique des bananiers. Certaines sont d'ores et déjà en cours de développement dans des programmes conventionnels.

ploïdes en prolifération *in vitro* de clones AAAA et allotétraploïdes. On a constaté que, par rapport aux clones triploïdes mono et di- et tétraploïdes, les tétraploïdes montrent que, par rapport aux clones triploïdes, ils sont caractérisés par une vigueur plus élevée. La variabilité des couples de parents a une variabilité intrafamiliale. Dans les descendance tri- et tétraploïdes, on a utilisé comme parent mâle le clone AAAA et comme parent femelle le clone ABBB, pris comme parents (DANIÉL et al., 1993).



clones diploïdes. s : sau-

de méristèmes végéta-
la dernière décennie.

Cette méthode est maintenant largement utilisée pour échanger du matériel génétique, mais aussi pour produire du matériel de plantation. De nombreuses variations morphologiques et agronomiques sont apparues sur les plantes issues de prolifération *in vitro* (VUYLSTEKE *et al.*, 1991). C'est pourquoi, face aux résultats décevants de l'amélioration conventionnelle des bananiers d'exportation de type tétraploïde, plusieurs équipes de recherche se sont attachées à accroître la variabilité des bananiers du sous-groupe des Cavendish en exploitant ces variations somaclonales (DANIÉL et SMITH, 1993) ou en provoquant artificiellement des mutations.

Les variations somaclonales

En opérant une sélection récurrente en plusieurs cycles successifs, qui comportent chacun une phase de multiplication *in vitro* et une phase de sélection au champ, on a identifié des clones de Cavendish porteurs de nouveaux caractères de résistance aux agressions, de qualité des fruits et de productivité. Parmi les vitroplants d'une variété traditionnelle de Cavendish sensible à la race 4 de la maladie de Panama, un clone variant et résistant à la maladie, Pei-Chiao, a été sélectionné à Taïwan. Ce clone est porteur de caractères agronomiques défavorables, mais, après avoir été multiplié *in vitro*, il a donné une autre sélection, Tai-Chiao n° 1, résistante à la maladie et améliorée pour les caractéristiques de la production (TANG et HWANG, 1994).

La mutagenèse expérimentale

Pour élargir le registre des variations génétiques au sein des Cavendish, d'autres équipes se sont attachées à provoquer des mutations artificielles par des traitements chimiques ou physiques — rayons gamma à des doses de 20 à 60 grays. D'une manière générale, les traitements mutagènes sont appliqués sur des proliférations de bourgeons cultivées *in vitro*. Les plantes régénérées présentent de nombreuses modifications de stature, de forme des feuilles, de croissance des rejets et de conformation des régimes (NOVAK *et al.*, 1990).

L'IAEA a ainsi sélectionné un clone Grande Naine, GN-60A, plus précoce et dont les régimes sont plus cylindriques et plus gros et les qualités organoleptiques supérieures. A partir d'un bananier Cavendish extra-nain, Dwarf Parfitt, connu pour sa résistance naturelle à la race 4 de la maladie de Panama mais sans valeur commerciale, le QDPI a créé, quant à lui, un mutant plus grand, Giant Parfitt, qui a conservé cette résistance, mais dont la valeur agronomique et commerciale est acceptable.

LES BIOTECHNOLOGIES

L'amélioration génétique des bananiers bénéficie des apports des biotechnologies. Certaines sont d'ores et déjà utilisées en routine pour renforcer l'efficacité des programmes conventionnels.

Les marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires RFLP, nucléaires et cytoplasmiques, ont été employés chez le bananier pour mieux gérer les ressources génétiques. Ils ont permis de caractériser la variabilité génétique, de déterminer le taux d'hétérozygotie des clones et de préciser les relations phylogénétiques entre les formes sauvages et les formes cultivées (CARREEL *et al.*, 1994). Récemment, le marquage par PCR de la diversité génétique a été mis au point afin de disposer sur le terrain de technologies non radioactives de marquage du génome. Grâce à ces marqueurs, les sélectionneurs pourront développer de nouvelles stratégies de croisement fondées sur une connaissance plus fine du génome.

La première carte génétique du bananier a été établie à partir de 90 locus — 58 marqueurs RFLP, 4 marqueurs isoenzymatiques et 28 marqueurs RAPD. Parmi ces locus, 77 ont pu être répartis en 15 groupes de liaison et 13 locus indépendants. Cette carte a été complétée avec 30 marqueurs microsatellites. Une deuxième carte a été dressée : elle comporte plus de 300 marqueurs répartis en 11 groupes de liaison, ce qui correspond au nombre génomique de base des bananiers (NOYER *et al.*, 1997). En combinant ces deux cartes, il a été possible d'ébaucher une carte schématique à partir de 130 marqueurs spécifiques de locus. Elle pourra être mise à profit pour opérer une sélection assistée par marqueurs.

La culture d'embryons zygotiques

Les graines de bananiers qui résultent de pollinisations manuelles sont souvent mal formées et parfois immatures. En semis de pépinière, leur taux de germination est très faible, de l'ordre de 0 à 25 % selon les croisements. Le sauvetage d'embryons *in vitro* permet d'augmenter très significativement ce taux, qui peut atteindre 95 % dans les conditions optimales d'utilisation (BAKRY et HORRY, 1992a). Dans les programmes d'amélioration des bananiers, il est possible, grâce à cette technique, d'accroître l'effectif des descendance et d'accéder à de nouvelles combinaisons parentales.

L'embryogenèse somatique

Dans le genre *Musa*, l'embryogenèse somatique vise essentiellement deux objectifs : la mise au point de nouvelles techniques de micropropagation performantes et l'élaboration de systèmes de régénération cellulaire nécessaires au développement des programmes d'amélioration non conventionnelle.

La technique a été appliquée avec succès aux embryons immatures diploïdes, puis aux tissus végétatifs (NOVAK *et al.*, 1989 ; DHED'A *et al.*, 1991) et aux tissus floraux (ESCALANT *et al.*, 1994). La régénération des plantes par embryogenèse adventive et par suspensions cellulaires a récemment progressé (COTE *et al.*, 1996 ; planche V, 4). Ces méthodes d'embryogenèse ont été développées avec des génotypes très différents : des cultivars de bananiers dessert et de bananiers à cuire d'intérêt agronomique ainsi que des clones diploïdes utiles pour l'amélioration génétique.

La cryoconservation

La cryoconservation p embryogènes et sur de pour conserver à long technique évite le repic charge de travail pour tions et occasionner de d'erreurs (PANIS *et al.*, 1' conservation permet, au laires congelées, une pr sibilité de vérifier la c évaluation agronomiqu issues de la décongélatic

Les haplométhodes

A l'exception des banar hybridations présentent u rozygotie structurale — somes. Ces deux types c entraînent une forte varial L'efficacité des programm de lignées plus fertiles.

Les premières plantes ar culture d'anthères chez le et HORRY, 1992b). Les fac tiques — stades de prélèv nération de plantes entiè breux cals et plusieurs pl de différents clones de M.

La culture de protoplast

Des plantes entières du c protoplastes isolés de sus couches nourricières de l'objet d'une évaluation a « protoplastes » sur les var

A la suite de ces premiers s'est engagée dans des tra un appui précieux aux p technique permettrait d'a croisements difficiles ou ir de la stérilité de certains temps, de procéder à d diploïdes pour créer des t

La cryoconservation

La cryoconservation peut être pratiquée sur des suspensions cellulaires embryogènes et sur des méristèmes proliférants. On envisage de l'utiliser pour conserver à long terme les ressources génétiques des bananiers. Cette technique évite le repiquage des plantes *in vitro*, qui représente une lourde charge de travail pour les grandes collections et peut engendrer des mutations et occasionner des pertes d'accessions du fait de contaminations ou d'erreurs (PANIS *et al.*, 1990). Associée à l'embryogenèse somatique, la cryoconservation permet aussi de stocker, sous la forme de suspensions cellulaires congelées, une production industrielle de vitroplants. Elle offre la possibilité de vérifier la qualité et la conformité du matériel stocké : une évaluation agronomique peut être effectuée sur un échantillon de plantes issues de la décongélation et de la régénération.

Les haplométhodes

A l'exception des bananiers sauvages, tous les diploïdes exploités pour les hybridations présentent une hétérozygotie génique, de 20 à 70 %, et une hétérozygotie structurale — translocations et inversions de portions de chromosomes. Ces deux types d'hétérozygotie renforcent la stérilité des diploïdes et entraînent une forte variabilité des populations gamétiques quand elles existent. L'efficacité des programmes d'amélioration pourrait être accrue si l'on disposait de lignées plus fertiles.

Les premières plantes androgénétiques de bananier ont été obtenues par la culture d'anthères chez le clone sauvage Long Tavoy de *M. acuminata* (BAKRY et HERRY, 1992b). Les facteurs qui gouvernent l'induction des cals androgénétiques — stades de prélèvement des anthères, milieux de culture — et la régénération de plantes entières ont été précisés par la suite. A ce jour, de nombreux cals et plusieurs plantes haploïdes et diploïdes ont été produits à partir de différents clones de *M. acuminata* et de *M. balbisiana*.

La culture de protoplastes et les fusions somatiques

Des plantes entières du cultivar Bluggoe (ABB) ont été régénérées à partir de protoplastes isolés de suspensions cellulaires embryogènes et cultivés sur des couches nourricières de *Lolium* (MEGIA *et al.*, 1993). Elles font actuellement l'objet d'une évaluation agronomique afin de déterminer l'incidence de l'étape « protoplastes » sur les variations somaclonales.

A la suite de ces premiers résultats, l'équipe de l'université Paris XI, en France, s'est engagée dans des travaux de fusion somatique, qui pourraient constituer un appui précieux aux programmes d'amélioration conventionnelle. Cette technique permettrait d'accélérer les croisements ou même d'effectuer des croisements difficiles ou impossibles à réaliser par hybridation classique du fait de la stérilité de certains géniteurs diploïdes. On envisage, dans un premier temps, de procéder à des hybridations somatiques entre des bananiers diploïdes pour créer des tétraploïdes puis, par rétrocroisement, des triploïdes.