

Etude des facteurs de la stérilité du bananier (*Musa* spp.) et des relations cytotoxicologiques entre *M. acuminata* COLLA et *M. balbisiana* COLLA.

D. DESSAUW*

A STUDY OF THE FACTORS OF STERILITY AMONG THE BANANAS (*MUSA* SPP.) AND OF CYTOTAXINOMICAL RELATIONSHIPS BETWEEN *M. ACUMINATA* COLLA AND *M. BALBISIANA* COLLA.

D. DESSAUW.

Fruits, Oct. 1988, vol. 43, n° 10, p. 539-558.

SUMMARY - Two species are involved in the genetic background of edible bananas: *Musa acuminata* COLLA and *M. balbisiana* COLLA ($2n = 22$).

Inter or intra-specific differences do not exist between nuclear DNA amounts of 3 clones of the 2 species, determined by Feulgen cytophotometry. Nuclear DNA content amounts to 2.7 pg per 2C nucleus. Meiotic chromosome pairing is good between both species at 2n, 3n and 4n levels. In the present state of knowledge, no significant difference can be shown between the 2 genomes.

Chromosome changes reduce fertility. They result from hybridization between individuals of different geographic areas. Rate of spherical tetrads and pollen fertility are significantly correlated, which could give a special meaning to the orientation of the 2 homeotypic mitosis of the dyad.

Female fertility of chromosome origin is increased in edible clones by embryo-sac development or fertilization failure and by abnormal relationships between embryo and endosperm.

The wild tetraploids induced by colchicine treatment of seedlings have a slower growth rate and reduced numbers of female flowers and a lower female fertility. A mean of 3 potential quadrivalents are formed in the PMC. Tetraploid male fertility is good with a possibility of morphological separation of haploid and diploid gametophytes.

Wild bananas interest in breeding scheme is discussed.

ETUDE DES FACTEURS DE LA STERILITE DU BANANIER (*MUSA* SPP.) ET DES RELATIONS CYTOTAXINOMIQUES ENTRE *M. ACUMINATA* COLLA ET *M. BALBISIANA* COLLA.

D. DESSAUW.

Fruits, Oct. 1988, vol. 43, n° 10, p. 539-558.

RESUME - Deux espèces participent à la constitution génétique des bananiers comestibles: *Musa acuminata* COLLA et *M. balbisiana* COLLA ($2n = 22$).

La détermination cytophotométrique des teneurs en ADN nucléaire de 3 clones appartenant aux 2 espèces précédentes n'a pas mis en évidence de différence inter ou intra-spécifique. La masse d'ADN est de 2,7 pg par noyau 2C. Les associations chromosomiques en méiose sont bonnes entre les 2 espèces aux niveaux 2n, 3n et 4n. Actuellement, aucune différence significative ne peut être mise en évidence entre les 2 génomes.

Des remaniements chromosomiques réduisent la fertilité. Ils peuvent résulter de l'hybridation entre individus appartenant à des zones de diversification différentes. Une corrélation significative existe entre le taux de tétrades sphériques et la fertilité pollinique, ce qui conduirait à donner une signification particulière à l'orientation des 2 mitoses homéotypiques de la diade.

La stérilité femelle d'origine chromosomique des clones parthénocarpiques est accrue par une stérilité génique résultant de déviations de la formation des sacs embryonnaires, de la suppression de la fécondation et de l'avortement précoce des graines (relations d'incompatibilité entre l'embryon et l'albumen).

Les tétraploïdes séminifères obtenus par traitement de plantules à la colchicine ont montré un ralentissement de la croissance et une réduction du nombre de fleurs femelles et de la fertilité femelle. Trois quadrivalents potentiels sont formés par cellule en méiose. La fertilité mâle des 4n est bonne avec une distinction morphologique nette des gamétophytes n et 2n.

L'importance du rôle des clones séminifères dans le programme d'amélioration du bananier est discutée.

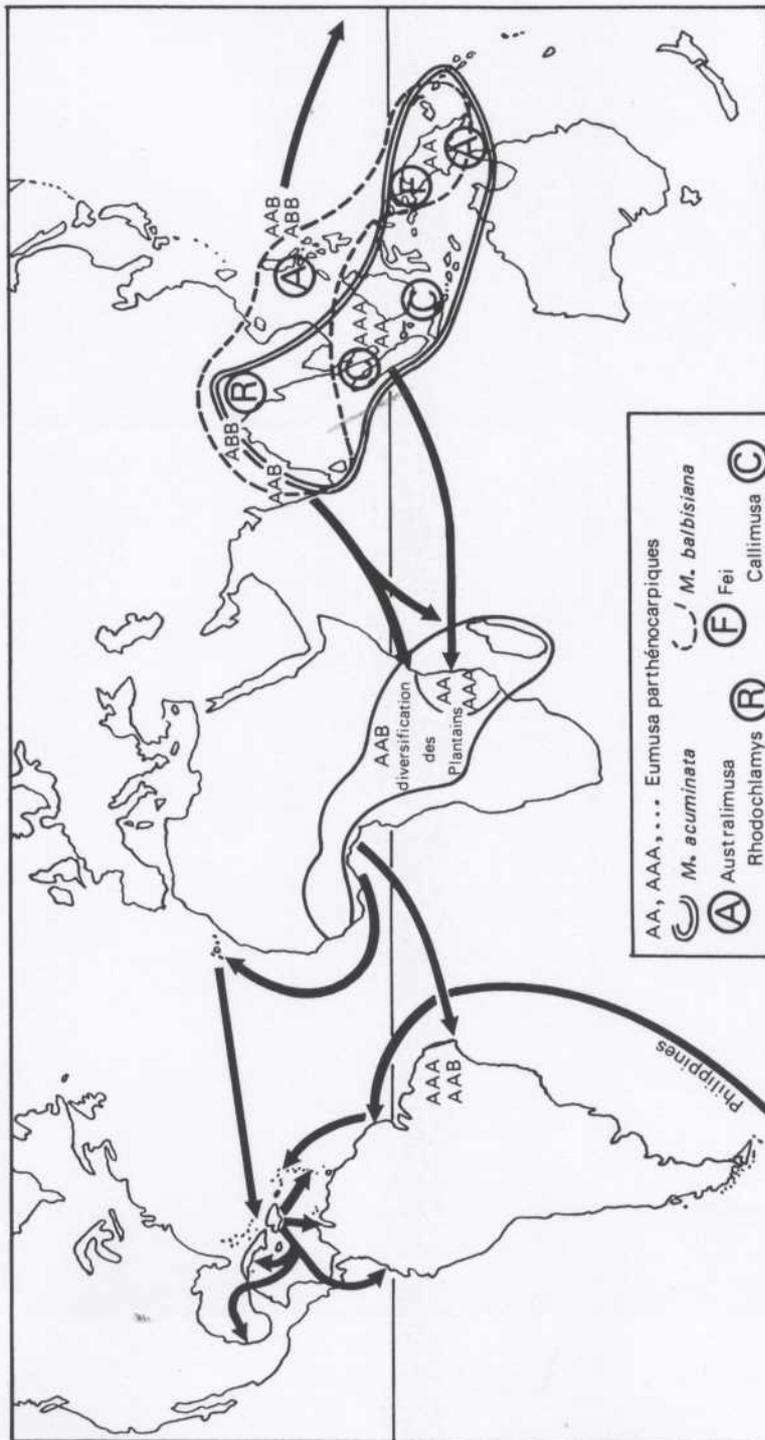
Afin de répondre à leur vocation alimentaire importante, les bananiers cultivés sont «condamnés» à produire des fruits stériles et parthénocarpiques.

Cette double contrainte fondamentale s'oppose à la fertilité qui est obligatoire dans la recherche de descendances par voie sexuée.

Face à cette situation, le travail () de Dominique DESSAUW permet d'approfondir nos connaissances des processus biologiques et génétiques, afin de mieux comprendre les compo-*

* - IRCT/CIRAD - B.P. 1 - ANIE (Togo).

* - Objet d'une thèse de Doctorat en Science, soutenue le 23.12.1987 à l'Université de Paris-Sud - Centre d'Orsay.



Carte 1 - Origine et extension géographique des bananiers (d'après CHAMPION, 1967 ; SIMMONDS, 1962 et 1976).

Création des clones triploïdes.

La formation des premiers triploïdes *acuminata* semble s'être produite en Malaisie par des croisements entre diploïdes parthénocarpiques partiellement stériles produisant des gamétophytes femelles non réduits (2x, issus de simple restitution) et des diploïdes sauvages à pollen normal.

L'homme a domestiqué ces triploïdes pour leurs avantages sur les diploïdes :

- plus grande variabilité (grâce au croisement avec *M. balbisiana*) et stérilité ;
- meilleure vigueur et productivité ;
- taille des fruits plus importante.

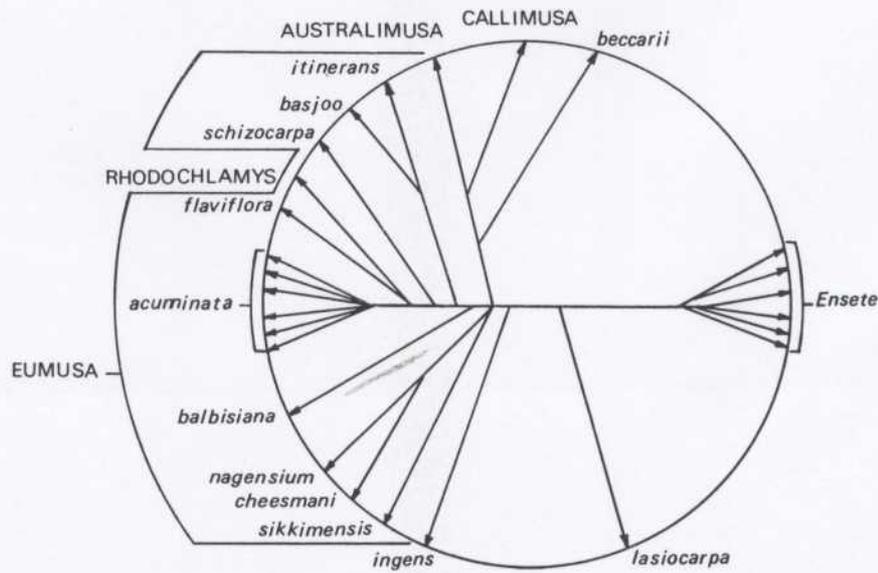


Figure 4 - Evolution des bananiers sauvages (d'après SIMMONDS, 1962).

- * diagramme établi à partir d'études taxinomiques, géographiques et cytogénétiques ;
- * les cercles successifs isocentriques (virtuels) représentent une échelle de temps non linéaire et arbitraire. Le temps actuel est ainsi représenté par le cercle externe où s'insèrent les flèches avec les noms contemporains des taxa ;
- * le degré de différenciation entre deux taxa est représenté par la longueur de l'arc de cercle externe séparant les deux flèches correspondantes.

Figure 5 - Clef pour la détermination des groupes chez les bananiers à fruits comestibles. (d'après SIMMONDS, 1962 et 1966).

1. Séries dans le genre *Musa* L.

Séries	Caractères	Régimes et axes mâles	Sève	Nombres chromosomiques de base
Australimusa		érigés	rose	10
Eumusa		horizontaux ou retombants	laiteuse ou claire	11

2. Groupes dans la série Eumusa

Scores		Niveaux de ploïdie		
théoriques	observés	2x	3x	4x
15	15 à 23	AA	AAA	AAAA
35	26 à 46		AAB	
45	45 à 49	AB		AABB
55	59 à 63		ABB	
60	63 à 67			ABBB

L'asynésie méiotique entraîne une stérilité importante avec possibilité de formation de gamètes possédant des nombres de chromosomes variant entre le niveau haploïde et deux fois le stock chromosomique parental (double restitution). Les gamètes femelles supportent ces désordres chromosomiques plus facilement que le pollen.

Le type de pulpe.

La richesse en amidon des bananes mûres n'est pas en relation directe nécessaire avec la présence du génome B, même si la plupart des cultivars *acuminata* purs donnent des fruits consommés crus et si la majorité des bananiers hybrides AAB et surtout ABB produisent des fruits consommés cuits (DE LANGHE, 1987).

La triploïdie.

C'est le niveau de ploïdie agronomiquement optimal, la tétraploïdie étant le niveau maximal. Les fruits de ces deux types de polyploïdes sont environ deux fois plus gros que ceux des diploïdes (SIMMONDS, 1962). Cependant, la teneur en matière sèche est légèrement plus faible (de 2 à 3 p. 100). Les triploïdes ont l'avantage de garder leurs feuilles plus longtemps que les tétraploïdes (ROWE, 1984 a). De plus, le nombre impair de génomes provoque une certaine stérilité.

Historique des travaux d'amélioration génétique.

L'amélioration du bananier «doux».

La sélection humaine est clonale, puisque les cultivars de bananier ne se multiplient que végétativement, et elle reste limitée par le faible nombre de clones économiquement intéressants (DE LANGHE, *l.c.*). L'importance des mutations naturelles est donc grande. Actuellement, tous les clones cultivés de bananier sont spontanés.

Les premiers essais d'amélioration génétique des bananiers ne commencent qu'en 1922 à Trinidad, puis en 1924, en Jamaïque, avec le cultivar «Gros Michel», décimé par la maladie de Panama (fusariose). Les deux programmes, complémentaires, ont été réunis après la seconde guerre mondiale au sein du Banana Research Scheme. La United Fruit Company initie un programme vers la fin des années 1920, mais il avorte rapidement. Il est repris en 1960 au Honduras (STOVER et BUDDENHAGEN, 1986)

Le principe est d'hybrider le cultivar triploïde faiblement femelle fertile («Gros Michel», puis ses mutants nains «Hightgate», «Cocos» ...) comme parent femelle, par un diploïde *acuminata*, pour obtenir des tétraploïdes (schéma 1). Ceux-ci sont issus de la fécondation d'oosphères non réduites 3x qui possèdent donc un génotype voisin de celui du parent femelle, par du pollen haploïde (CHEESMAN, 1932). Les premiers croisements avec des diploïdes sauvages donnent des résultats intéressants. Cependant, le tétraploïde obtenu perd soit la parthénocarpie (croisements par la sous-espèce *burmannica*), soit la résistance au fusarium et surtout ne possède pas les mêmes qualités pomologiques que le triploïde de départ (doigts plus courts, régime asy-

métrique) et produit parfois quelques graines. L'un des objectifs principaux des croisements ultérieurs est donc l'utilisation de diploïdes améliorés par croisements entre diploïdes parthénocarpiques et sauvages.

Les qualités recherchées pour le géniteur mâle diploïde, clef de l'amélioration génétique du bananier sont la parthénocarpie, la production de régimes compacts et verticaux possédant de gros fruits, un bon niveau de résistance aux principales maladies (tableau 6) et un pollen abondant (SIMMONDS, 1967).

Les essais de croisements entre tétraploïdes F1, et les tentatives de retour à la triploïdie par hybridation avec un diploïde mâle, donnent de mauvais résultats et sont donc abandonnés. En effet, le génotype triploïde initial (celui de «Gros Michel» : A1 A2 A3) est totalement remanié lors de la méiose du tétraploïde (A1 A2 A3 + A4) dont seuls les gamètes 2n sont utilisés (CHEESMAN, 1949) dans ces croisements.

En moyenne, soixante-deux jeunes plantes 4x sont produites par hectare et par an à partir du cultivar «Gros Michel». C'est probablement la plus chère production de graines sur une grande échelle (SIMMONDS, *l.c.*). Seulement 10 p. 100 des graines obtenues produisent des jeunes plantes 4x correctes transplantées au champ. Quarante-vingt p. 100 de ces jeunes plantes sont supprimés en pépinière (conformation et qualité des fruits) et environ 70 p. 100 des plants restants sont sensibles à la maladie de Panama (testée sur dix rejets par plant). Finalement, seuls 2 p. 100 des plantules germées sont sélectionnés après les différents tests (OSBORNE, 1958).

Les tentatives de croisement avec *M. balbisiana* ont donné de mauvais résultats et cette espèce ne peut être utilisée dans l'amélioration du bananier doux (CHEESMAN et DODDS, 1942 ; DODDS, 1960).

Après plus de soixante années d'hybridations, seules deux variétés nouvelles ont été cultivées, quoique très localement en Amérique latine.

Actuellement, SHEPHERD développe au Brésil un programme d'amélioration des bananiers à fruits doux AAB (sous-groupes Pome et Figue-pomme), en croisant ceux-ci, selon le même schéma que précédemment, par des diploïdes *acuminata* (SHEPHERD, 1983 et SHEPHERD et ALVES, 1984).

L'amélioration du bananier à fruits farineux.

DE LANGHE, à partir de 1954, tente d'améliorer le pouvoir rejetonnant utile des Plantains avec la méthode d'hybridation appliquée par les Anglo-saxons sur le bananier doux (schéma 2 ; DE LANGHE, 1976).

Il se heurte à la très forte stérilité des Plantains (moins d'une graine par régime pollinisé), surtout des Plantains «cornes» et doit arrêter ses travaux lors de l'accession à l'indépendance du Congo belge.

ROWE (1983 et 1984 b) réalise un programme d'hybridation au Honduras, en essayant de combiner la rusticité, les qualités culinaires et la résistance à la cercosporiose noire

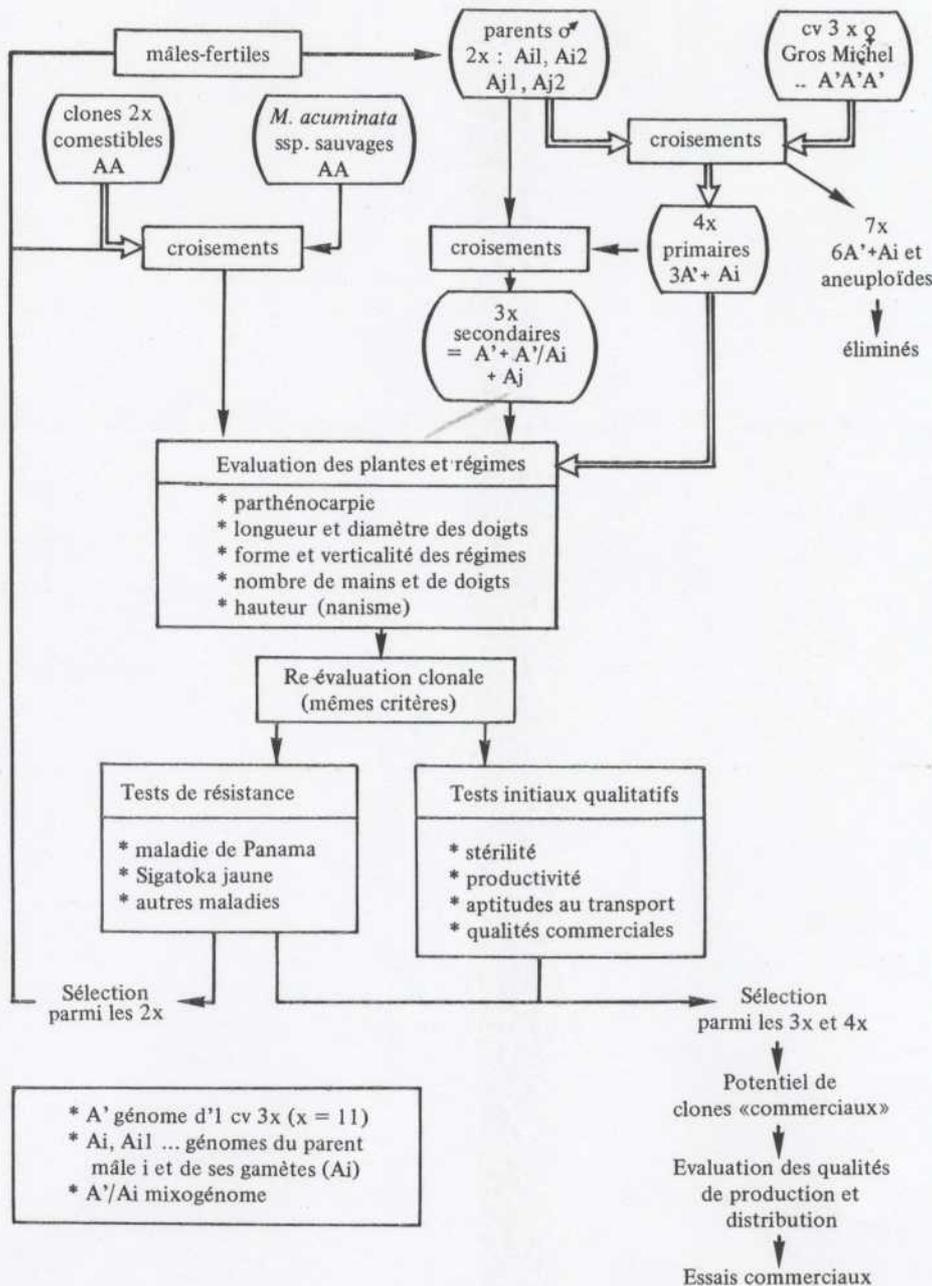


Schéma 1 : Amélioration génétique «classique» du bananier doux (d'après SIMMONDS, 1966 et 1976 ; MENENDEZ et SHEPHERD, 1975).

(sous-groupe Saba) et à la maladie de Moko (sous-groupe Pelipita) des ABB (groupe triploïde le plus fertile) au nanisme et à la productivité des diploïdes *acuminata*.

Quelques essais sont réalisés sur le sous-groupe Laknau (AAB) qui possède une fertilité résiduelle. Cependant, les tétraploïdes obtenus (AAAB) possèdent des qualités culinaires inférieures à celles des Plantains (ROWE, 1976, 1983 et 1984 a)

CONCLUSION :
ETAT ACTUEL DES RECHERCHES ET PERSPECTIVES

La plupart des prospections et des recherches sur bananier sont conduites sur l'espèce *M. acuminata* en supposant que *M. balbisiana* est peu variable et ne peut apporter que des facteurs de rusticité (résistance à certaines maladies, à la sécheresse et au «froid»). Jamais cette dernière espèce n'a été véritablement utilisée dans les programmes d'hybr-

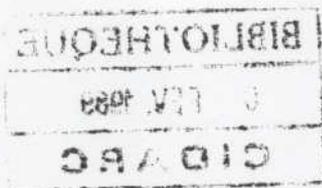
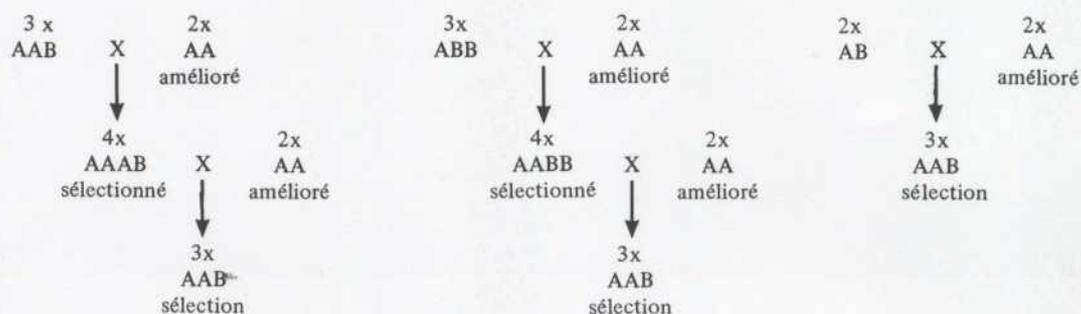


TABLEAU 6 - Comportement de quelques bananiers vis-à-vis des principaux parasites et ravageurs (d'après SIMMONDS, 1967 ; ROWE et RICHARDSON, 1975 et STOVER et BUDDENHAGEN, 1986).

Ennemis	Clones sensibles	Clones résistants
Cercosporioses (<i>Mycosphaerella</i> spp.) jaune	Figue sucrée, <i>M. acuminata</i> ssp. <i>banksii</i>	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>malaccensis</i> , <i>burmannica</i> , <i>truncata</i> , <i>microcarpa</i> (p.g.), <i>siamea</i> , <i>errans</i> (partiellement, p.g.), P. lilin (1 g.D), P. tongat, Ney poovan.
	Gros Michel, Cavendish, Prata	Plantains, Bluggoe, Mysore, Klue teparod
noire	Plantains	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>burmannica</i> , P. Jari Buaya (AA)
Maladie de Panama (<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cubense</i>) race 1	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>errans</i>	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>banksii</i>
	Gros Michel, Figue pomme, Pome	Cavendish, Plantains
	Bluggoe	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>errans</i>
	race 2	
race 3	<i>Heliconia</i> spp.	
race 4	Cavendish, Gros Michel, P. lilin	SH 3142 (2x)
	Bluggoe	
Maladie de Moko (<i>Pseudomonas solanacearum</i>)	<i>Heliconia</i> spp., Bluggoe,	SH 669 (2x), Pelipita, Manang (AA)
	qq <i>M. acuminata</i> ssp. <i>microcarpa</i> (S D)	<i>M. acuminata</i> ssp. <i>banksii</i> (R D)
Nématode (<i>Radopholus similis</i>)		
	Plantain, Cavendish	P. Jari Buaya (1 g), SH 3142, Kapas (AAA)
Charançon (<i>Cosmopolites sordidus</i>)		
	Plantain	

S : sensibilité R : résistance D : dominante g : gène p : plusieurs

Schéma 2 - Amélioration des bananiers triploïdes *M. acuminata* x *balbisiana*.



(DE LANGHE, 1976)

(SHEPHERD, 1983 et ROWE, 1984 b)

(KULA SEKARAN, 1986)

dations du bananier car elle ne possède pas les caractères de parthénocarpie et de stérilité. Cependant, des clones parthénocarpiques triploïdes et peut-être diploïdes *balbisiana* purs existeraient dans les collections asiatiques et certains BB partiellement stériles sont consommés cuits avant la maturité des graines (TEZENAS DU MONTCEL, communication personnelle). L'approfondissement des connaissances concernant cette espèce s'avère donc nécessaire.

Les relations phylétiques de ces deux espèces sont assez mal connues. Bien qu'elles soient taxinomiquement différentes (comportement en croisement de type interspécifique avec l'obtention d'une faible descendance et un taux de germination des graines réduit, une forte létalité des plantules et une stérilité totale des F1), leur proximité cytogénétique est assez grande.

En effet, l'appariement chromosomique chez le cultivar hybride naturel «Ney poovan» se réalise en moyenne pour six à sept des onze paires chromosomiques et atteint dix paires dans trois pour cent des cellules (DODDS 1943 b). Il est de neuf à dix paires sur onze chez des hybrides synthétiques entre clones séminifères A et B ou entre *M. balbisiana* et le cultivar «Pisang lilin» (DODDS et PITTENDRIGH, 1946 et DODDS et SIMMONDS, 1947).

De plus, au niveau triploïde, WILSON (1946 a) obtient un nombre de trivalents aussi élevé chez l'hybride «White House Plantain» (Bluggoe) et plus élevé chez le cultivar «Maiden Plantain» (AAB), qu'il considère comme un autotriploïde, que chez les triploïdes AAA «Gros Michel» et «Lacatan» (Cavendish) qu'il classe comme des allotriploïdes segmentaires. Le cultivar «Canary» (Cavendish) se montrant de type allotriploïde XXY. Enfin SHEPHERD (1982) obtient des nombres de trivalents et de chiasmas aussi élevés chez les hybrides AAB et ABB que chez les «autotriploïdes» AAA. Ces données cytogénétiques doivent donc être approfondies. De plus, il est impossible actuellement de différencier ces deux espèces du point de vue caryologique, leurs chromosomes étant trop petits et trop semblables entre eux. L'évaluation de leurs teneurs en ADN nucléaire dans les cellules somatiques, entreprise dans cette étude, pourrait donc nous aider à les différencier cytogénétiquement.

L'influence réelle de la parthénocarpie sur la fertilité femelle du bananier reste très mal connue. SIMMONDS la considère comme réduite. Cependant, on ne connaît aucun clone qui soit à la fois hautement parthénocarpique et

femelle fertile. De plus, les croisements que cet auteur a réalisés entre diploïdes séminifères et parthénocarpiques montrent qu'à l'intérieur d'une même famille, les descendants parthénocarpiques sont toujours moins fertiles que les individus non-parthénocarpiques.

L'influence de la polyploïdie *per se* sur la fertilité a été également insuffisamment étudiée, puisque la plupart des investigations sont réalisées sur les descendants des programmes d'amélioration et qu'il s'agit toujours de clones parthénocarpiques et hétérozygotes pour au moins une translocation (excepté dans de rares cas, SHEPHERD, *l.c.*). Seul VAKILI (1967) a étudié ce problème et nous allons l'aborder dans le présent travail grâce à des traitements à la colchicine de diploïdes parfaitement fertiles. Il est primordial pour le programme génétique de l'IRFA, qui suppose le passage par la tétraploïdie, de connaître l'influence des facteurs «traitement colchicinique» et «polyploïdie» sur le comportement végétatif et reproductif du bananier.

Enfin, les études sur la fertilité mâle et femelle des bananiers ont porté essentiellement sur les triploïdes et leurs descendances. Seuls quelques diploïdes ont été étudiés. Pourtant, il est essentiel pour un programme d'amélioration de déterminer les clones fertiles pouvant servir de géniteurs. De plus, la connaissance de l'évolution des ovules aux environs de l'anthesis permet de déterminer le meilleur stade d'hybridation et les clones qui nécessitent l'emploi de la fécondation *in vitro*. Enfin, pour initier un programme d'haplogénèse, il faut évaluer les chances et identifier les clones utilisables pour l'androgénèse ou la gynogénèse.

à suivre

STUDIUM DER URSACHEN VON STERILITÄT BEI DER BANANENPFLANZE (*MUSA* SPP.) UND DER ZYTOTAXINOMISCHEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN *M. ACUMINATA* COLLA UND *M. BALBISIANA* COLLA.

D. DESSAUW.

Fruits, Oct. 1988, vol. 43, n° 10, p. 539-558.

KURZFASSUNG - Zwei Arten tragen die genetische Konstitution der Essbananen-Pflanzen: *Musa acuminata* COLLA und *M. balbisiana* COLLA ($2n = 22$).

Im Zuge der zytophotometrischen Bestimmung der Anteile an Kern-DNS von drei Klonen der beiden oben genannten Arten konnte keine inter- bzw. intraspezifische Differenz nachgewiesen werden. Das DNS-Gewicht ist gleich 2,7 pg je 2C-Kern.

Zwischen beiden Arten sind die Chromosomenpaarungen in Meiose auf den Ebenen 2n, 3n und 4n gut. Zwischen beiden Genomen ist im gegenwärtigen Zeitpunkt kein signifikanter Unterschied auszumachen.

Durch Chromosomen-Manipulationen nimmt die Fruchtbarkeit ab. Diese können das Ergebnis der Hybridisierung von Einzelpflanzen sein, die unterschiedlichen Diversifizierungszonen angehören. Eine interessante Korrelation besteht zwischen dem Anteil kugelförmiger Tetraden und der Pollenfruchtbarkeit, was soviel heisst, dass die Ausrichtung der beiden homöotypischen Mitosen der Diade von besonderer Bedeutung sind.

ESTUDIO DE LOS FACTORES DE LA ESTERILIDAD DEL BANANO (*MUSA* SPP.) Y DE LAS RELACIONES CITOTAXINOMICAS ENTRE *M. ACUMINATA* COLLA Y *M. BALBISIANA* COLLA.

D. DESSAUW.

Fruits, Oct. 1988, vol. 43, n° 10, p. 539-558.

RESUMEN - Dos especies participan en la constitución genética de los bananos comestibles: *Musa acuminata* COLLA y *M. balbisiana* COLLA ($2n = 22$).

La determinación citofotométrica de los contenidos en ADN nuclear de 3 clones que pertenecen a las 2 especies precedentes no ha puesto en evidencia diferencia inter o intra específica. La masa de ADN es de 2,7 pg por núcleo 2C. Las asociaciones cromosómicas en meiosis son buenas entre las 2 especies a los niveles 2n, 3n y 4n. Actualmente, no puede ponerse en evidencia ninguna diferencia significativa entre los 2 genomas.

Las transformaciones cromosómicas reducen la fertilidad. Pueden resultar de la hibridación entre individuos que pertenecen a zonas de diversificación diferentes. Existe una correlación significativa entre el coeficiente de tetrades esféricas y la fertilidad polénica, lo que conduciría a dar una significación particular a la orientación de las 2 mitosis homeotípicas de la diade.

Die von Chromosomen induzierte, weibliche Sterilität der parthenokarpischen Klone verstärkt sich durch eine Gen-Sterilität, welche durch Abweichungen in der Formierung der Embryonsäcke, durch den Wegfall der Befruchtung und durch den vorzeitigen Abortus der Samenkörner (Inkompatibilitätsbeziehungen zwischen Embryo und Albumen) entsteht.

Die im Wege einer Colchizinbehandlung gewonnenen, samenführenden Tetraploide weisen ein verlangsamtes Wachstum, eine geringere Zahl weiblicher Blüten und reduzierte weibliche Fruchtbarkeit auf. Drei potentielle «Vierwertige» bilden sich je Zelle in Meiose. Die männliche Fruchtbarkeit der $4n$ ist gut bei klarer morphologischer Unterscheidung der Gametophyten n und $2n$.

Es folgt eine Diskussion über den Stellenwert der samenführenden Klone im Rahmen des Programms zur züchterischen Verbesserung der Bananenpflanze.

La esterilidad hembra de origen cromosómico de los clones partenocárpicos se acrecienta por una esterilidad génica resultante de desviaciones de la formación de las bolsas embrionarias, de la supresión de la fecundación y del aborto precoz de las semillas (relaciones de incompatibilidad entre el embrión y el albumen).

Los tetraploides seminíferos obtenidos por tratamiento de plántulas con la colchicina han mostrado una ralentización del crecimiento y una reducción del número de flores hembra y de la fertilidad hembra. Tres cuadrivalentes potenciales se forman por célula en meiosis. La fertilidad macho de los $4n$ es buena con una distinción morfológica neta de los gametofitos n y $2n$.

La importancia del papel de los clones seminíferos en el programa de mejora del banano es discutida.




*Votre eau est précieuse
nous la respectons*

LA MAITRISE
DU GOUTTE A GOUTTE
ET DE L'ASPERSION
DEPUIS 20 ANS

KULKER SA

Siège et export :
45600 Sully-sur-Loire
☎ 38.36.53.04 . Télex 760 598 F

DOM-TOM : 34160 Castries
☎ 67.70.42.70 . Télex 490 274 F FRANCE

MGCL Orléans - ☎ 38.84.94.58