

Chimiotaxonomie et organisation génétique dans le genre *Musa*.

J.-P. HORRY*

CHEMOTAXONOMY AND GENETIC ORGANIZATION IN THE GENUS *MUSA*.

J.-P. HORRY.

Fruits, Sep. 1989, vol. 44, n° 9, p.455-475.

ABSTRACT - Edible bananas are supposed to be originated from the two species *M. acuminata* COLLA and *M. balbisiana* COLLA. A long vegetative propagation has led to a wide diversity among cultivated forms. The genetic organization and the evolution of the crop is not completely elucidated through morphological and cytogenetical data. A chemotaxonomic study is undertaken : diversification in the genus *Musa* is analyzed by the use of two biochemical markers, flavonoids and isozymes.

The polymorphism of flavonoids (anthocyanins and flavonol glycosides) is examined among 80 varieties of bananas and leads to the proposal of an evolutionary scheme. *M. acuminata* and *M. balbisiana* have chosen two distinct phenolic pathways. Observed results point out the high level of differentiation of *acuminata* species, and leads to recognize an evolutive hierarchical organization. The analysis of cultivars suggests that domestication did occur at several evolutive stages during differentiation of *M. acuminata*.

The analysis of enzyme diversity among 113 wild types and cultivars, through 8 polymorphic loci, displays the great divergence between *M. acuminata* and *M. balbisiana* species. The diversity within *M. acuminata* species is high and the observed structure reveals a compartmentalization in all likelihood related to geographical isolation. These results are in good agreement with those obtained through flavonoid polymorphism. Comparison between wild *acuminata* and cultivars shows that domestication did act on a reduced genetic basis.

Classifications obtained through the two kinds of markers globally corroborates previous classifications based on morphophysiological data. Isozyme electrophoresis applied to bananas turns out to be an efficient and promising tool, as well in genetic resources investigations as for classification and breeding.

CHIMIOTAXONOMIE ET ORGANISATION GENETIQUE DANS LE GENRE *MUSA*.

J.-P. HORRY.

Fruits, Sep. 1989, vol. 44, n° 9 p. 455-475.

RESUME - Les bananiers cultivés sont supposés dériver de deux espèces particulières du genre *Musa* : *M. acuminata* COLLA et *M. balbisiana* COLLA. Une propagation végétative très ancienne a abouti à une très grande diversité des formes cultivées. Les données morphologiques et cytogénétiques n'ont pas permis d'éclaircir totalement l'organisation génétique et l'évolution des bananiers, sauvages et cultivés. Une approche chimiotaxonomique est entreprise : deux classes de marqueurs biochimiques, flavonoïdes et isozymes, sont utilisées pour analyser la diversification au sein du genre *Musa*.

Le polymorphisme des flavonoïdes (anthocyanines et glycosides de flavonols) est examiné chez 80 variétés de bananiers et un schéma évolutif est dégagé. *M. acuminata* et *M. balbisiana* ont opté pour des métabolismes phénoliques distincts ; les résultats observés montrent le haut niveau de différenciation de *M. acuminata* et conduit à une hiérarchisation évolutive des espèces et sous-espèces. L'étude des variétés cultivées suggère que la domestication a pu se répéter à différents niveaux évolutifs durant la différenciation de *M. acuminata*.

L'analyse de la diversité enzymatique chez 113 variétés sauvages et cultivées au travers de 8 locus polymorphes montre une grande divergence des espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana*. La diversité à l'intérieur de l'espèce *M. acuminata* est élevée et sa structuration reflète une compartimentation vraisemblablement liée à un isolement reproductif partiel de nature géographique. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par l'analyse du polymorphisme flavonique. La comparaison entre *acuminata* sauvages et cultivés révèle que la domestication s'est opérée sur une base génétique réduite.

Les classifications obtenues au travers des deux types de marqueurs corroborent globalement les classifications morpho-physiologiques classiques. L'électrophorèse d'isozymes, appliquée aux bananiers, s'avère être un outil efficace et prometteur, tant dans le domaine des recherches en ressources génétiques que pour la classification et la sélection.

AVANT-PROPOS

Un des problèmes majeurs qui dominent l'amélioration génétique des bananiers est la forte stérilité des cultivars. Aussi une des voies les plus prometteuses d'amélioration est-elle la création de nouveaux cultivars ayant pour base des bananiers diploïdes, séminifères ou parthénocarpiques.

Partant de cette constatation, les recherches chimiotaxonomiques conduites par Jean-Pierre HORRY, associant marqueurs phénoliques et enzymatiques ont pour objectif principal une meilleure connaissance de ces bananiers diploïdes et des relations existant entre les différentes variétés et espèces. Cette étape est indispensable pour orienter le choix des meilleurs parents et diriger plus efficacement les hybridations.

* - IRFA/CIRAD - Station de Neufchâteau - Sainte Marie
97130 - CAPESTERRE BELLE EAU.

Le présent travail () de Jean-Pierre HARRY permet de dégager certains points importants qui sont une base solide pour des études ultérieures, et déjà pour une meilleure conceptualisation de l'évolution et de la domestication des bananiers.*

Il permet d'espérer un meilleur pilotage de l'amélioration ou plutôt de la création variétale.

Beaucoup reste à faire mais la concertation internationale engagée à travers INIBAP est porteuse d'un espoir d'avancées rapides en ce domaine.

J. GANRY

INTRODUCTION

Les bananiers furent domestiqués dans le Sud-Est asiatique depuis des temps très anciens. L'aire d'origine du genre *Musa*, auquel ils appartiennent, est située dans la zone inter-tropicale, entre l'Inde et le Pacifique ; c'est dans cette région que l'on trouve encore actuellement la plus grande diversité.

Les programmes d'amélioration des variétés cultivées exigent une parfaite connaissance des relations entre les divers types botaniques. Jusqu'à présent, celle-ci reposait essentiellement sur des observations morphophysiologiques, cytogénétiques et de comportements en croisements. Une meilleure compréhension de l'organisation génétique du genre et de sa diversité s'est avérée nécessaire.

Dans une première partie, nous tenterons de faire le point des connaissances de la taxonomie du genre, de l'évolution des espèces et de l'origine des variétés cultivées, puis

nous présenterons les résultats de nos propres travaux en chimiotaxonomie.

L'étude de la diversité génétique des bananiers est abordée à l'aide de deux types de marqueurs biochimiques : polyphénols et isozymes.

Les polyphénols sont des molécules du métabolisme secondaire dont le caractère adaptatif est nettement prononcé. A ce titre, et moyennant quelques précautions quant aux possibilités de convergences, ils peuvent être très performant pour juger de la différenciation et de la phylogénie des groupes botaniques.

Les isozymes sont des marqueurs sélectivement neutres et autorisent l'évaluation génétique de la structure des populations et de leur dynamique.

Enfin, dans une troisième partie, nous synthétiserons les conclusions auxquelles nous sommes amenés par la confrontation des diverses approches taxonomiques.

PREMIERE PARTIE : PRESENTATION GENERALE

HISTORIQUE

La domestication des espèces sauvages a débuté il y a fort longtemps de façon intuitive, sur des constatations empiriques. Elle a conduit à réorganiser la diversité au sein de groupes de plantes. La description, à un moment donné, d'un certain nombre de formes, a conduit à un dénombrement d'unités taxonomiques. Ceci peut être considéré comme l'une des premières approches de l'évaluation génétique.

Cette démarche statique est cependant incomplète, puisqu'elle n'intègre pas le concept d'une évolution continue de la diversité. Particulièrement, l'élément humain doit être pris en compte pour comprendre la dynamique de la domestication. Les transformations, les confrontations de formes étrangères (au sens géographique) les unes aux autres ne sont souvent expliquables que par l'action de l'homme (PERNES, 1984 b).

Il est toujours passionnant, quoique parfois spéculatif, de se pencher sur ce qui a fait qu'une structure initiale a été transformée sous l'action de l'homme, passant de l'état spontané vers l'état cultivé. Pour certaines espèces, il est difficile d'identifier les formes sauvages dont dérivent les

formes cultivées ; l'homme a souvent sélectionné et spécialisé les plantes, créant une diversité phénotypique qui rend cette reconnaissance problématique (PERNES, 1984 b).

Comme nous le verrons par la suite, différentes étapes de la domestication des bananiers sont toujours accessibles de nos jours et ont permis l'élaboration des grandes lignes évolutives de ces plantes.

Le fruit du bananier sauvage est fort différent de son dérivé comestible. A un fruit de petite taille, contenant de cinquante à trois cents graines extrêmement dures entourées de pulpe parenchymateuse, correspond un fruit dont la masse peut être multipliée par un facteur six, et dont les graines ont virtuellement disparu, ne laissant que la pulpe abondamment développée.

Comment s'est produite cette évolution ? N.W. SIMMONDS, auquel nous empruntons ici la plupart des conclusions, a largement contribué à répondre à cette question dans son ouvrage «The evolution of the bananas» (1962).

Ancienneté de la culture des bananiers.

Cet auteur rapporte l'existence d'une trace fossile certaine de bananier à l'ère tertiaire : un fruit d'une dizaine de centimètres de longueur et de deux centimètres de dia-

(*) - Objet d'une thèse de Doctorat en Sciences, soutenue le 25 janvier 1989 à l'Université de Paris-Sud - Centre d'Orsay.

mètre, contenant une trentaine de graines, découvert en Inde centrale. Malgré quelques rares exemples, rapportés par CHAMPION (1967), l'apport de la paléobotanique est resté très pauvre.

Néanmoins, il semble que le bananier ait été une des premières plantes domestiquées en Asie du Sud-Est. Il est vraisemblable que son fruit était consommé depuis plusieurs centaines d'années au début de l'ère chrétienne.

Utilisations diverses.

Le passage de fruits à graines vers des fruits stériles et parthénocarpiques, n'est certainement pas le premier critère qui a intéressé le domesticateur primitif.

Le bananier sauvage a plus vraisemblablement été utilisé pour d'autres qualités directement accessibles sans sélection ; le pseudo-tronc fournit des fibres et des flotteurs ; les feuilles peuvent servir d'abri, de couverture d'habitation ou d'emballage de cuisson ; le bourgeon de l'inflorescence, les fruits immatures ou les fleurs sont consommables.

Ces diverses utilisations sont encore pratiquées de nos jours en Asie du Sud-Est et ne nécessitent pas la stérilité de la plante.

Comme le remarque CHAMPION (1967), il est probable que l'homme a contribué à la diversification des bananiers, à travers ses propres migrations, bien avant l'apparition des bananiers cultivés dans l'acception actuelle du terme (fruits sans graines).

La sélection humaine a très bien pu jouer sur des caractéristiques très éloignées de la qualité du fruit, et l'on peut déjà parler de domestication. Cependant, pour plus de clarté dans cet exposé, nous tâcherons de réserver ce terme au passage vers la stérilité et la parthénocarpie du fruit.

Pour conclure ce bref aperçu de l'évolution des bananiers, nous résumerons les diverses étapes qui ont suivi l'apparition des plantes à fruits sans graines.

Extension géographique à l'époque historique.

Les bananiers parthénocarpiques stériles seraient apparus dans la zone malaise ; ils ont certainement été très tôt répandus hors de cette aire, se trouvant alors mis en contact avec de nouvelles espèces ou de nouveaux types séminifères.

La stérilité n'étant pas absolue, de nombreuses variétés hybrides ont pu naître de ces confrontations répétées.

Bien avant l'ère chrétienne, il est probable que les bananiers étaient cultivés de l'Inde au Pacifique, entre le Nord de l'Australie et le tropique du Cancer [CHAMPION (1967) rapporte une allusion faite aux cultivars «Plantains» en 2029 avant J.C.].

Les premiers cultivars auraient atteint l'Afrique de l'Est via Madagascar entre les I^{er} et V^e siècles après J.C., accompagnant les migrations indonésiennes. La pénétration de l'Afrique se serait ensuite faite sous l'influence des peuples

Bantous.

Selon l'hypothèse de DE LANGHE, citée par CHAMPION (1967), les premières introductions de bananiers à fruits comestibles en Afrique de l'Ouest seraient beaucoup plus anciennes (plusieurs millénaires avant J.C.). L'origine de ces bananiers serait à rechercher en Inde et non en Malaisie. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point par la suite.

A ces bananiers de culture ancienne, il convient d'ajouter les nombreuses introductions espagnoles et portugaises à partir du XV^e siècle, liées à l'établissement de comptoirs commerciaux le long des côtes indiennes et africaines.

La découverte du Nouveau-Monde et les colonisations subséquentes permirent l'introduction des bananiers sur le continent américain, principalement depuis le continent africain.

Il n'est cependant pas impossible que les bananiers aient été déjà établis avant l'époque des conquistadors. Sans que l'on puisse fournir d'explication satisfaisante, plusieurs références suggèrent l'existence d'une culture développée à l'arrivée des Espagnols (CHAMPION, 1967).

Développement des exploitations intensives.

On peut situer les premières exploitations organisées en plantations aux alentours de 1870, en Amérique centrale et dans les Antilles, visant essentiellement l'exportation vers l'Amérique du Nord. C'est de ces premières compagnies que devait naître la «United Fruit Company», qui, à l'heure actuelle, est toujours la plus importante multinationale sur le marché mondial à l'exportation.

Au cours du XX^e siècle, la production s'est organisée sur les cinq continents. Il convient de faire ici la distinction entre les cultures de type vivrier et les cultures intensives axées sur l'exportation vers les pays de zones tempérées. Sur les quelques soixante-dix millions de tonnes produites chaque année, seulement sept millions de tonnes font l'objet d'échanges internationaux (NICAUD, 1986 ; Anonyme, 1987).

Ainsi, le continent africain, pour une production de quelques dix-sept millions de tonnes, n'est exportateur que de cent-soixante mille tonnes. De même, les plus grands pays producteurs (Brésil, Inde) n'exportent pratiquement pas, se contentant d'assurer leur consommation intérieure.

Le marché à l'exportation est approvisionné pour les deux tiers par les Etats d'Amérique Centrale, d'Amérique du Sud et des Caraïbes, le tiers restant étant partagé entre les Philippines et l'Afrique de l'Ouest essentiellement.

C'est bien entendu sur les produits de ce marché, les bananes douces (*), qu'ont porté les programmes de sélection développés depuis les années 1920. Ceux-ci, souvent

(*) - Grossièrement, on distingue deux sortes de variétés comestibles, selon la façon dont sont consommés les fruits : crus (bananes douces ou bananes «dessert») ou cuits (bananes à cuire ou bananes «légumes»). Ce sont principalement les bananes douces qui sont représentées sur le marché à l'exportation, alors que les bananes à cuire sont essentiellement exploitées en cultures vivrières.

anglo-saxons (citons ceux de l'Imperial College of Tropical Agriculture à Trinidad et en Jamaïque, ceux de la United Fruit Co, au Honduras), n'ont eu qu'un succès très relatif et aucune variété nouvelle de large utilisation commerciale n'a été produite en soixante années d'efforts plus ou moins sporadiques. Ils ont néanmoins contribué, par les travaux de E.E. CHEESMAN, K.S. DODDS, N.W. SIMMONDS, K. SHEPHERD, à une meilleure connaissance des bananiers.

Nouvelles menaces sur les productions bananières.

L'apparition de graves menaces parasitaires nouvelles (nouvelle race de *Fusarium*, cercospora noir) a révélé l'urgence à définir de nouvelles stratégies d'amélioration, et ce à une échelle internationale (STOVER et BUDDENHAGEN, 1986 ; GANRY, 1988).

De fait, il apparaît que les bananiers à fruits doux ne sont plus les seuls touchés et que le phénomène concerne également les bananiers à fruits à cuire, malgré la plus haute tolérance dont ils avaient fait preuve jusqu'à présent.

Ceux-ci, ayant naturellement un plus haut degré de tolérance parasitaire, n'avaient que peu intéressé les sélectionneurs jusqu'aux années 1970. L'apparition de nouveaux pathogènes et la prise de conscience du péril dans lequel se trouvent ces cultures essentielles à la nourriture de base de nombreux pays du Tiers-Monde, ont révélé la nécessité d'une action concertée visant également ce domaine.

C'est dans ce contexte que fut proposé en 1984 la création du Réseau International pour l'Amélioration des Bananiers et Plantains (INIBAP : International Network for Improvement of Bananas and Plantains). Un de ses principaux objectifs est de coordonner les divers efforts de recherches au niveau international.

Parallèlement, l'IRFA (Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes, Département «Fruitiers» du Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement - CIRAD) a accentué son effort dans les divers domaines de la recherche bananière. Le travail présenté ici a pour objectif une meilleure connaissance du genre *Musa*, accentuée vers les espèces et variétés impliquées dans l'origine et l'évolution des bananiers cultivés.

BOTANIQUE ET CLASSIFICATION

Description botanique.

Il convient de donner une description générale de la morphologie et du développement des bananiers, en insistant sur les aspects essentiels au domaine qui nous intéresse. Nous décrivons ici les traits principaux des bananiers de la famille *Eumusa*, dont dérivent les bananiers cultivés les plus importants (figure 1).

Pour une description plus complète, on se référera à l'ouvrage de J. CHAMPION «Les bananiers et leur culture, Tome I - Botanique et génétique» (1967).

Le bananier est une herbe géante, possédant un pseudo-tronc (imbrication de gaines foliaires) dont la hauteur

varie de un mètre cinquante à huit mètres. A la base de celui-ci se situe une tige vraie, souterraine, improprement appelée «bulbe». A l'aisselle de chaque feuille, au niveau des entre-noeuds extrêmement courts, se trouve un bourgeon pouvant évoluer en rejet. Cependant, seuls quelques-uns de ces rejets se développent et s'enracinent. Cette capacité à se propager par voie végétative assure la pérennité de la plante. Elle est utilisée tant pour les bananiers à fruits parthénocarpiques stériles, dont c'est le seul système de propagation, que pour les bananiers séminifères.

La partie aérienne est composée du système foliaire pendant l'essentiel de la vie de la plante. La gaine foliaire s'amincit en un robuste pétiole prolongé d'une nervure centrale, de part et d'autre de laquelle s'étend le limbe foliaire.

Après avoir fourni un certain nombre de feuilles, le méristème central voit sa fonction modifiée. La tige vraie se met alors à croître au centre du pseudo-tronc et l'inflorescence portée par la tige vraie (tige ou axe inflorescentiel) finit par émerger au sommet de la couronne foliaire.

L'inflorescence est composée de spathes fortement imbriquées en disposition hélicoïdale, usuellement dénommée «bractées», à l'aisselle desquelles se trouvent les fleurs généralement unisexuées, dépourvues de bractées individuelles, et placées en une double rangée, appelée «main» ; celles-ci apparaissent par soulèvement puis chute de la «bractée», sauf cas particulier de persistance des bractées.

Les premiers groupes de mains produits sont composés de fleurs femelles ou parfois hermaphrodites, dont l'ovaire est de grande taille ; son développement donnera le fruit consommé chez les variétés parthénocarpiques stériles.

Le nombre de mains femelles produites est très variable, de cinq à quinze suivant les types variétaux. C'est cet ensemble inflorescence femelle que l'on dénomme «régime».

Ensuite et presque sans transition, les fleurs mâles (ovaire réduit, étamines bien développées) apparaissent sur l'axe inflorescentiel (dans la plupart des cas, ces fleurs tombent en même temps que la bractée qui les recouvrait). La croissance peut continuer jusqu'au plein développement des fruits et la fanaison de la tige.

Après fanaison, la plante ne meurt pas, puisque en fait, comme l'écrit CHAMPION, seule une «branche» disparaît, mais celle-ci est relayée par une ou plusieurs «branches» latérales (rejets) enracinées.

Les espèces séminifères disposent en outre de la reproduction sexuée. SIMMONDS (1962) développe plusieurs arguments tendant à démontrer que le système de reproduction se situe entre allogamie et autogamie.

Les fleurs étant préférentiellement unisexuées, la phase femelle précédant la phase mâle sans recouvrement temporel, il apparaît que la pollinisation ne peut être qu'exogène. Mais d'autre part, le mode de croissance en bouquets des bananiers autorise une auto-pollinisation par «rejets interposés» (géitonogamie).

On ne connaît pas le degré d'hétérozygotie des bana-

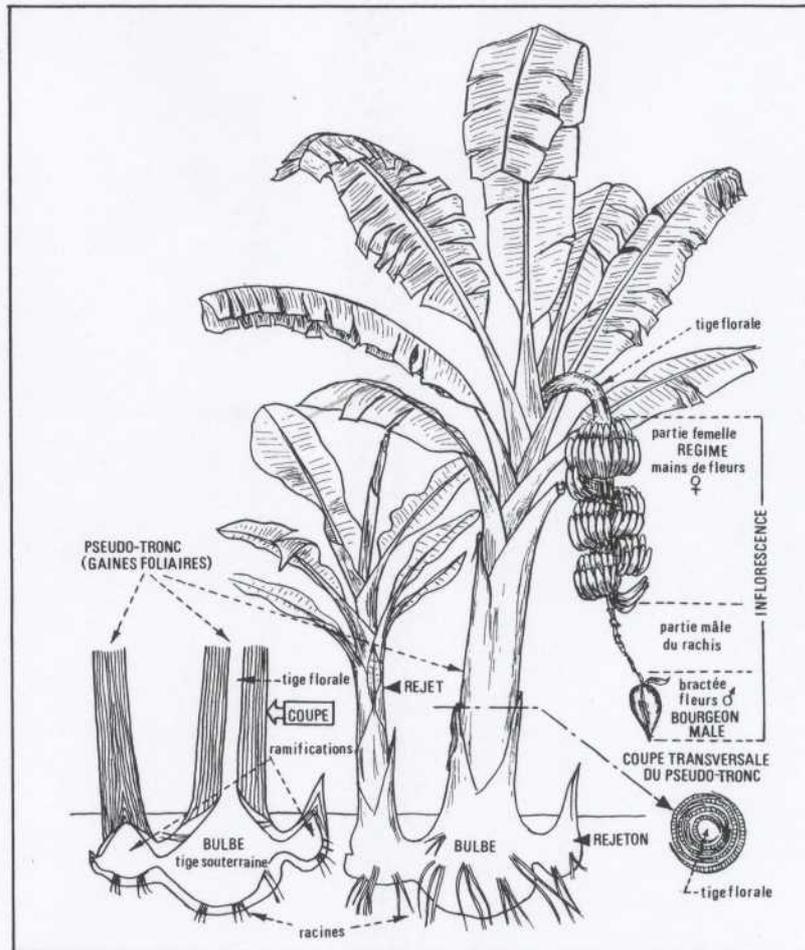


Fig. 1 * Représentation schématique d'un bananier à la fructification et de ses rejets. (source : CHAMPION, 1963).

niers, mais plusieurs des arguments développés par SIMMONDS (mode de croissance, effet d'inbreeding peu marqué ...) tendent à montrer que celui-ci doit être plus faible que ce que supposerait une allogamie stricte.

Le mode de reproduction développé chez les bananiers offrirait deux avantages évolutifs (SIMMONDS, 1962) : suivant les conditions sélectives, il permettrait de déboucher sur une adaptation plus étroite au milieu après deux ou trois générations d'autofécondations, mais maintiendrait également un bon potentiel à s'adapter à des conditions changeantes, l'allogamie autorisant des combinaisons génétiques nouvelles.

La pollinisation chez les bananiers est de type animal. Les fleurs, mâles ou femelles, produisent un nectar abondant à l'odeur caractéristique ; de plus, la forte structure de l'inflorescence, la couleur terne des fleurs et la floraison nocturne suggèrent une pollinisation préférentielle par les chauves-souris, entomogamie et ornithogamie n'étant cependant pas à négliger.

Systématique.

Les bananiers sont des monocotylédones appartenant à l'ordre des Zingibérales (ou Scitaminales).

De nombreuses divergences existent entre systématiciens sur les divisions en familles, sous-familles et tribus ; nous ne nous appesantirons pas sur ce sujet qui déborde largement de notre objectif. Nous reprendrons seulement la classification de HUTCHINSON (1934) adoptée par SIMMONDS.

Celle-ci reconnaît six familles parmi les Zingibérales, dont la plus vaste, les *Zingiberaceae*, comprend quarante-cinq genres (tableau 1). Toutes ces familles présentent des plantes diploïdes à l'état spontané, exceptées les *Zingiberaceae* où la polyploidie a été mise en évidence.

Les *Musaceae*, comprenant les deux genres *Musa* et *Ensete*, sont distribuées de l'Afrique de l'Ouest au Pacifique, avec une prédominance nette en Asie du Sud-Est. C'est dans cette famille que nous trouvons les plantes de plus grande importance économique : les bananiers comestibles ainsi que des plantes à fibres textiles (*Musa textilis*

TABLEAU 1 - Classification des Zingibérales selon HUTCHINSON (1934).

Famille	Genre
<i>Musaceae</i>	<i>Musa</i> <i>Ensete</i>
<i>Strelitziaceae</i>	<i>Strelitzia</i> <i>Heliconia</i> <i>Ravenala</i> <i>Phenakospermum</i>
<i>Lowiaceae</i>	<i>Orchidantha</i>
<i>Zingiberaceae</i>	45 genres
<i>Marantaceae</i>	25 genres
<i>Cannaceae</i>	<i>Canna</i>

NEE, le chanvre de Manille) dans le genre *Musa* ; dans le genre *Ensete*, *Ensete ventricosum* (WELW.) CHEESM. est également une source de fibres et de nourriture en Ethiopie.

Le genre *Ensete* est bien en dehors de cette étude ; rappelons seulement qu'il a été fondé par HORANINOV en 1862, mais n'a été élargi que depuis les travaux de CHEESMAN en 1947 qui renomma plusieurs espèces longtemps considérées comme appartenant au genre *Musa* à cause de descriptions incomplètes. Outre l'incompatibilité en croisement, les deux genres présentent des caractéristiques bien distinctes, particulièrement au niveau des pièces florales (CHEESMAN, 1947 ; 1948).

On doit à CHEESMAN les bases de la classification actuelle du genre *Musa*, reconnues par l'ensemble des taxo-

nomistes. Selon cet auteur, le genre est divisé en quatre sections, deux sections comprenant les espèces de nombre chromosomique de base égal à 10 (*Australimusa*, *Callimusa*), les deux autres sections avec un nombre chromosomique de base de 11 (*Eumusa*, *Rhodochlamys*).

La section *Australimusa* comprend cinq à sept espèces, parmi lesquelles *Musa textilis* NEE, déjà citée, et il est probable que certains bananiers subspontanés très particuliers à fruits parthénocarpiques consommables, localisés à quelque îles du Pacifique, soient issus de cette section.

La section *Callimusa* comprend six à dix espèces et n'a d'autre intérêt que botanique.

La section *Rhodochlamys* comprend cinq à sept espèces caractérisées par une inflorescence érigée vivement colorée ; ces espèces sont très appréciées comme plantes ornementales.

La dernière section, *Eumusa*, est celle qui nous intéresse le plus, puisqu'il est actuellement admis que ce sont deux espèces de cette section qui ont contribué à l'apparition des bananiers à fruits comestibles.

A ces quatre sections définies par CHEESMAN, il faut adjoindre les espèces *incertae sedis* de SIMMONDS (1962) ; *M. lasiocarpa* FRANCHET, *M. beccarii* SIMM. et *M. ingens* SIMM.

La première espèce a la particularité de ne pas posséder de pseudo-tronc. *M. beccarii* présente certaines affinités avec la section *Callimusa*, mais son nombre chromosomique de base est de 9. *M. ingens* est la plus grande herbe connue au monde (pseudo-tronc de 10 à 15 mètres de hauteur,

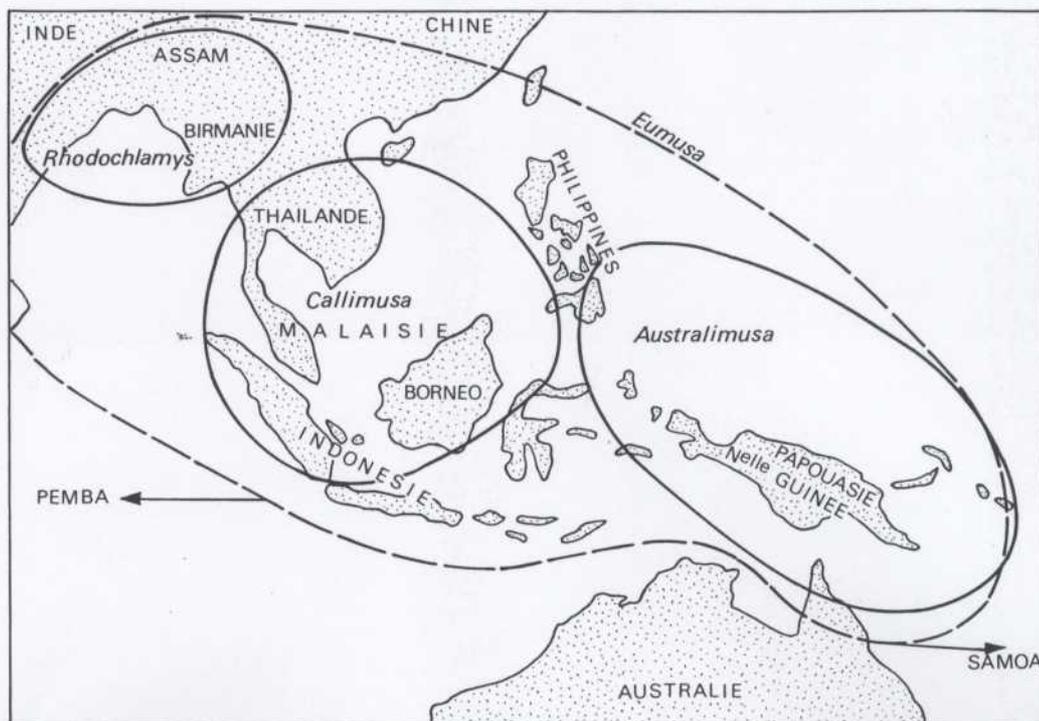


Fig. 2 * Répartition géographique des sections du genre *Musa*, (d'après CHAMPION, 1967).

limbes foliaires de 5 mètres de longueur pour 1 mètre de largeur). Cette espèce, à nombre chromosomique de base égal à 7, forme à elle seule la section *Ingentimusa* créée par ARGENT (1976).

La figure 2 résume la répartition géographique des trois sections *Australimusa*, *Callimusa*, *Rhodochlamys*, ainsi que l'origine des trois espèces non-classées par SIMMONDS. La distribution des espèces *Eumusa* recouvre l'ensemble de la répartition du genre.

Section *Eumusa*.

Orize espèces sont reconnues dans cette section (tableau 2). A la liste établie par SIMMONDS (1962), deux nouvelles espèces ont été additionnées : *M. halabanensis*, décrite par MEIJER (1961) et *M. ochracea*, décrite par SHEPHERD (1964).

On pourrait ajouter à cette liste *M. banksii* F. MUELL., quoique SIMMONDS (1956 a) réduise cette espèce au rang de sous-espèce de *M. acuminata*. Cependant, ARGENT (1976) ne reconnaît pas cette position et conserve à *M. banksii* son statut d'espèce.

TABLEAU 2 - Espèces de la section *Eumusa* (genre *Musa*).

<i>M. schizocarpa</i> SIMMONDS
<i>M. basjoo</i> SIEB.
<i>M. itinerans</i> CHEESMAN
<i>M. nagensium</i> PRAIN
<i>M. sikkimensis</i> KURZ
<i>M. cheesmani</i> SIMMONDS
<i>M. flaviflora</i> SIMMONDS
<i>M. acuminata</i> COLLA
<i>M. balbisiana</i> COLLA
<i>M. halabanensis</i> MEIJER
<i>M. ochracea</i> SHEPHERD

Remarques sur les sections *Eumusa* et *Rhodochlamys*.

Les deux sections sont différenciées par le port de l'inflorescence (pendant ou semi-pendant chez *Eumusa*, érigé chez *Rhodochlamys*), le nombre de fleurs par bractée (supérieur chez *Eumusa*), la pigmentation des bractées et la taille du pseudo-tronc (CHAMPION, 1967). Cette distinction ne reflète cependant pas un profond isolement reproductif : les résultats positifs de plusieurs croisements entre espèces de ces deux sections (SIMMONDS, 1962) montrent qu'elles ne sont pas toutes éloignées génétiquement.

De fait, certaines hybridations sont plus aisées entre sections qu'à l'intérieur d'une même section : ainsi, *M. acuminata* (*Eumusa*) est à ce point de vue plus proche de *M. laterita* (*Rhodochlamys*) que de ses congénères *Eumusa*.

Par ailleurs, SIMMONDS note une plus grande diversité de la section *Eumusa* dans la zone Assam-Birmanie-Thaïlande, coïncidant avec la répartition des *Rhodochlamys*.

M. flaviflora occupe une position particulière dans la section *Eumusa* ; sa morphologie est bien celle d'une *Eu-*

musa, mais son comportement en croisement la rapproche des *Rhodochlamys*. Il s'agirait, selon SIMMONDS (1962), d'une espèce «pont» entre *Eumusa* et *Rhodochlamys* ; cet auteur considère *Rhodochlamys* comme une jeune section dérivée d'anciennes formes de *M. acuminata*, à une époque où la section *Eumusa* se serait déjà bien différenciée.

Evolution des bananiers sauvages.

Sur la base de diverses considérations (taxonomiques, génétiques, géographiques), SIMMONDS (1962) présente un schéma évolutif des genres *Ensete* et *Musa* (figure 3). Nous reprendrons les principales lignes de ce modèle.

Le centre de différenciation originel des *Musaceae* serait la zone Assam-Birmanie-Thaïlande, où la plus grande diversité est encore observable.

L'auteur considère les représentants actuels du genre *Ensete* comme les reliques d'une ancienne et large extension en Asie et en Afrique ; le genre aurait depuis largement décliné.

La tendance dans le genre *Musa* vers un cycle de vie plus court, une allogamie plus prononcée et un accroissement du nombre de graines (parallèle à une réduction de leur taille) traduirait une adaptation à une nouvelle écologie, permettant une meilleure colonisation des jungles tropicales. Sur cette base, les espèces *M. lasiocarpa* et *M. ingens* apparaissent comme des vestiges des premières *Musa*.

La différenciation des sections à 10 chromosomes (*Callimusa/Australimusa*) et à 11 chromosomes (*Eumusa/Rhodochlamys*) serait concomitante du début de la diversification à l'intérieur de *Eumusa*. Le plus récent développement serait la séparation des *Rhodochlamys* du complexe formé par *M. acuminata-M. flaviflora*.

Il paraît surprenant, au vu de ce modèle, que *Eumusa* et *Rhodochlamys* conservent un statut en deux sections disjointes, la dernière apparaissant nettement comme un phylum de la première.

Musa acuminata sp. et *Musa balbisiana* sp.

Ces deux espèces de la section *Eumusa* retiendront plus longuement notre attention. Elles sont reconnues comme à l'origine de presque tous les bananiers à fruits parthénocarpiques stériles (CHEESMAN, 1948 ; SIMMONDS et SHEPHERD, 1955).

• *M. acuminata*.

M. acuminata est une espèce très polymorphe, présentant des types bien différenciés aux points de vue de la morphologie, de la génétique et de la distribution géographique. SIMMONDS, sur la base de ces connaissances, fut amené, à partir de 1956, à reconsidérer les dénominations préexistantes et à créer un certain nombre de sous-espèces.

L'auteur soulignait l'importance de la répartition géo-

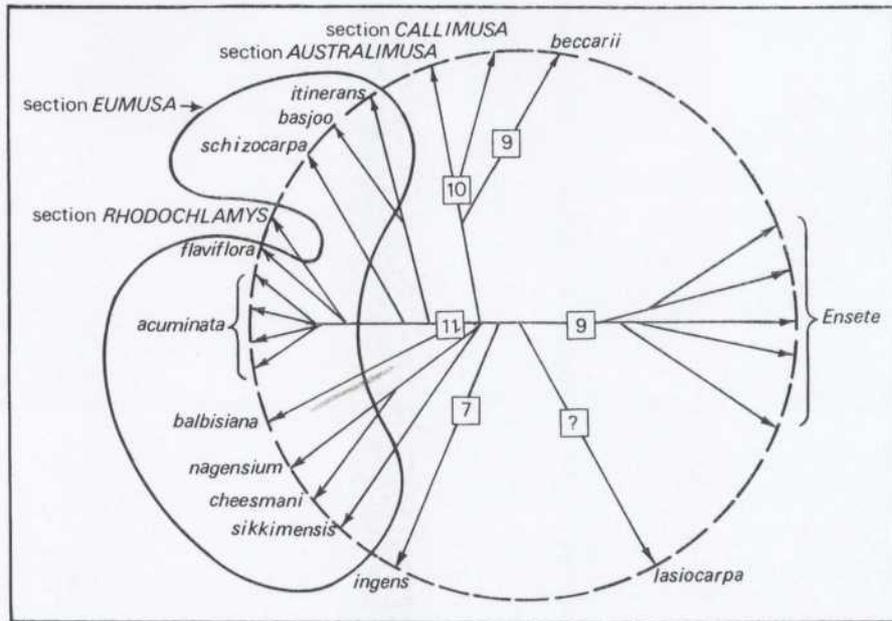


Fig. 3 * Schéma évolutif des espèces des genres Musa et Ensete, (source : SIMMONDS, 1962). Le diagramme représente l'évolution à partir d'une origine commune (au centre), le cercle extérieur représentant l'époque actuelle. Le degré de différenciation entre deux taxons est représenté par la distance entre le cercle externe et le point où ils divergent l'un de l'autre.

graphique de ces sous-espèces, indiquant que l'isolement reproductif de celles-ci était dû plus à ce facteur qu'à une stérilité relative des hybrides inter-subspécifiques. L'infertilité de plusieurs types, observée à la fois dans leur milieu naturel et expérimentalement, laisse supposer que l'ensemble *M. acuminata* formerait une unité panmictique s'il n'y avait ces contraintes géographiques.

La classification qu'il adopta a été quelque peu réajustée à la suite des observations de divers auteurs (DE LANGHE et DEVREUX, 1960 ; SHEPHERD, 1987). Nous présentons une version synthétique de ces classifications, associant sous-espèces et répartition géographique (tableau 3 et figure 4).

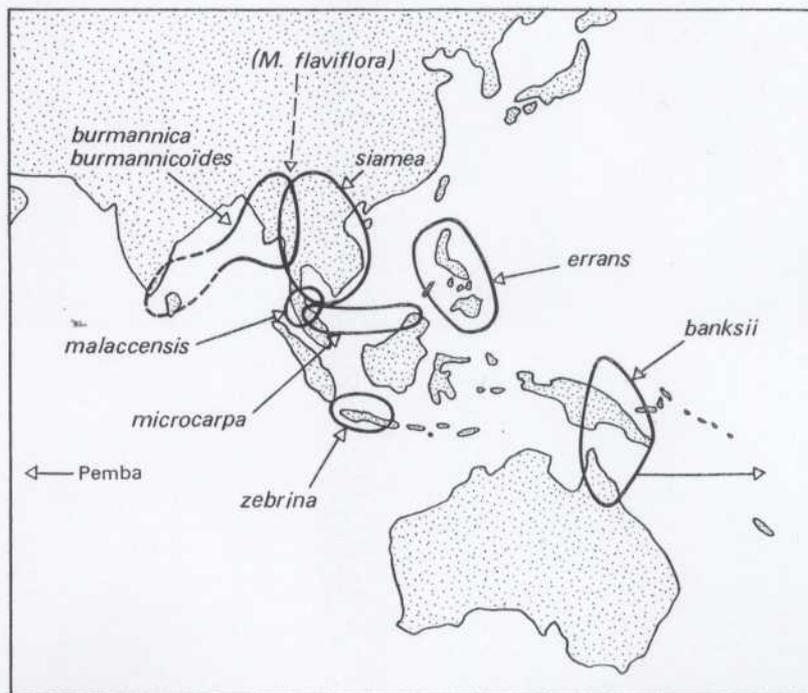


Fig. 4 * Répartition géographique des sous-espèces de *M. acuminata* (d'après SIMMONDS, 1956a et DE LANGHE et DEVREUX, 1960).

TABLEAU 3 - Classification et répartition géographique des sous-espèces de *M. acuminata*.

Classification I (d'après SIMMONDS, 1966 et DE LANGHE et DEVREUX, 1960)	Répartition géographique	Classification II (d'après SHEPHERD, 1987, 1988)
<i>burmannicoïdes</i>	Birmanie	<i>burmannica</i>
<i>burmannica</i>	Birmanie (sud) Thaïlande (sud-ouest)	
<i>siamea</i>	Indochine Thaïlande	<i>siamea</i>
	Malaisie (nord)	<i>malaccensis</i>
<i>malaccensis</i>	Malaisie (plaine centrale)	
<i>microcarpa</i>	Malaisie (montagnes) Thaïlande (sud)	<i>truncata</i>
	Bornéo (nord)	<i>microcarpa</i>
<i>banksii</i>	Papouasie-Nouvelle Guinée Guinée Australie (nord-est) Samoa	<i>banksii</i>
<i>zebrina</i> (Buitenzorg)	Java Pemba ? Hawaï ?	<i>zebrina</i>
	Philippines	<i>errans ?</i>

Les sous-espèces classiquement reconnues sont :

burmannica
siamea
malaccensis
microcarpa
banksii
zebrina

M. acuminata ssp. *burmannica*.

DE LANGHE et DEVREUX ont différencié les deux types «Long Tavoy» et «Calcutta 4» qui formaient la sous-espèce *burmannica* de SIMMONDS en deux sous-espèces, respectivement *burmannica* (SIMM.) DE LANGHE et *burmannicoïdes* DE LANGHE sur la base de caractères morphophysiologiques ; la classification I intègre cette modification.

M. acuminata ssp. *zebrina*.

A ma connaissance, la «sous-espèce» *zebrina* n'a pas été clairement définie, mais de nombreux auteurs utilisent cette dénomination. L'holotype de cette sous-espèce est le type «Buitenzorg» de Java.

SIMMONDS (1962) rapproche la forme hawaïenne «Maia Oa» de *zebrina*. Cette forme serait par ailleurs d'introduction récente dans le Pacifique.

Le type «Pemba», du nom de l'île des côtes est-africaines où il a été observé comme spontané, est présenté par SIMMONDS comme phénotypiquement proche de *malaccensis*, mais son comportement en croisement le classe nettement comme *zebrina* (SIMMONDS, 1962). Il est à noter que l'introduction de ce bananier serait très ancienne (SIMMONDS et SHEPHERD, 1952).

Types divers.

Deux ou trois types pourraient exister dans la péninsule indienne. Ainsi le type «Unel», que DE LANGHE et DEVREUX (1960) rapprochent d'un *malaccensis*, et que SIMMONDS (1962) rapporte à *burmannica*. DE LANGHE et DEVREUX supposent également que des types sauvages proches de *malaccensis* seraient présents à Sumatra.

Enfin, ALLEN (1965) signale l'existence d'un *M. acuminata* ssp. *errans* aux Philippines, qui pourrait être très proche, sinon identique, de la sous-espèce *banksii*.

TABLEAU 4 - Nombre de translocations observées chez les hybrides entre zones régionales (d'après SHEPHERD, 1987).

Zone		N.M.	M.M.	N.A.	N.B.	I.	E.A.	H.
	Sous-espèces *							
Centrale	<i>malaccensis</i> <i>microcarpa</i> <i>banksii</i>	1	3	2	3	1	1	1
Nord Malaisie	<i>malaccensis</i>		4	3	4	2	2	2
Montagnes Malaises	<i>truncata</i>			(+)	(+)	?	?	?
Nord-A	<i>burmannica</i> (o) <i>siamea</i>				1	3	?	?
Nord-B	<i>burmannica</i> <i>siamea</i>					4	?	?
Indonésie	<i>zebrina</i>						?	?
Est-Afrique	«Pemba»							?
Hawaï	«Maia Oa»							

(*) selon classification II (SHEPHERD)

(+) structures différentes, nombre de translocations non-précisé

(o) = *burmannicoïdes* DE LANGHE

Observations de SHEPHERD (1987).

La classification II présente les modifications introduites par SHEPHERD (1987, 1988). Par l'observation des hétérozygoties de translocations chez des hybrides interspécifiques, cet auteur définit sept zones régionales où les structures génomiques sont homozygotes. Le nombre de translocations observées chez les hybrides entre sous-espèces peut être utilisé comme une mesure de la divergence entre celles-ci. Le tableau 4 reprend ces résultats et amène plusieurs remarques :

La zone centrale, regroupant les sous-espèces *malaccensis* de Malaisie centrale, *microcarpa* (limitée à Bornéo) et *banksii*, serait la structure originelle de laquelle les autres seraient issues.

Différant pour une translocation, les formes du nord de la Malaisie sont à rattacher à la sous-espèce *malaccensis* et non à *siamea* comme le pensait SIMMONDS.

Le nombre de translocations (trois) entre *microcarpa* de zone centrale et *truncata* des montagnes malaises justifie l'exclusion de cette dernière de la sous-espèce *microcarpa* et son élévation au rang de sous-espèce.

La séparation des formes de *burmannica* SIMM. est abordée sous un éclairage nouveau : il apparaît bien une structure génomique différente entre les deux formes (sous-espèces *burmannica* et *burmannicoïdes* de la classification I) et il peut sembler curieux que SHEPHERD ne reconnaisse pas *burmannicoïdes* en tant que sous-espèce. Hormis le fait que les différences morphologiques lui semblent insuf-

fisantes pour justifier une scission, reconnaître celle-ci obligerait à admettre l'existence de deux sous-espèces *siamea*, les types observés se répartissant également dans les deux zones Nord-A et Nord-B. Enfin, SHEPHERD pose la question de la séparation en deux sous-espèces *siamea/burmannica*.

Enfin, les types «Pemba» et «Maia Oa» présentent les mêmes résultats de translocations que *zebrina* ; cette observation, quoique incomplète, confirme le rapprochement de ces types.

On ne peut que constater que la taxonomie intraspécifique de *M. acuminata* présente encore quelques lacunes, quoique l'agencement général soit presque unanimement reconnu. Le manque d'information précise sur les types de certaines régions de l'aire de répartition de l'espèce est, semble-t-il, le plus lourd handicap.

● *M. balbisiana*

M. balbisiana a contribué, avec *M. acuminata*, à l'apparition des bananiers à fruits comestibles. Son aire de répartition est presque aussi vaste que celle de *M. acuminata*. On peut cependant la situer globalement plus au nord que cette dernière [Ceylan, Inde, Birmanie (nord), Chine (sud), Philippines, Papouasie-Nouvelle Guinée, Nouvelle Bretagne].

Les *balbisiana* observés en Thaïlande, Malaisie et Indonésie ne semblent pas être spontanés, mais cultivés ou devenus spontanés (SIMMONDS, 1956 a).

ARGENT (1976) émet la même hypothèse pour les *balbisiana* de Papouasie-Nouvelle Guinée. ALLEN (1965) présente les *balbisiana* des Philippines comme sauvages ou semi-cultivés.

CHAMPION (1967) note, en considérant les densités de population, que la zone couverte par l'espèce apparaît presque scindée en deux : Inde-Sikkim-Assam à l'ouest, Philippines-Papouasie-Nouvelle Guinée à l'est.

Paradoxalement à sa vaste aire de répartition, *M. balbisiana* présente beaucoup moins de formes différentes que *M. acuminata*. Il paraît étrange, pour des peuplements naturels, d'observer si peu de variabilité à l'intérieur de l'espèce.

Une explication transparait au travers des documents de ALLEN et ARGENT : Le centre de peuplement spontané de *M. balbisiana* serait restreint à la région Inde-Sikkim-Assam, les fies orientales présentant des formes spontanées dérivées de cultivars parthénocarpiques primitifs. ARGENT conclut ses observations sur les *balbisiana* de Papouasie-Nouvelle Guinée en écrivant que ceci «pourrait expliquer pourquoi (*M. balbisiana*) a la plus large distribution géographique de tous les bananiers mais varie aussi peu». On objectera à cette théorie l'absence de purs *balbisiana* parthénocarpiques.

On manque encore de beaucoup d'éléments concernant *M. balbisiana*. La plupart des auteurs s'accordent pour dire qu'une «certaine» variabilité existe chez *M. balbisiana*, mais peu d'études précisent le niveau de celle-ci.

● Hybrides interspécifiques.

SIMMONDS (1962) rapporte que *M. balbisiana* est facilement hybridable avec *M. acuminata*, et les hybrides obtenus sont viables. Les deux espèces étant sympatriques sur une grande zone géographique, de la Birmanie à la Nouvelle Guinée, de tels croisements ont dû être fréquents. Cependant, les hybrides sont peu vigoureux et fortement stériles. L'isolement reproductif semble donc complet, et l'auteur n'envisage pas la possibilité d'introgessions entre les deux espèces.

DOMESTICATION

Classification des variétés cultivées.

Les bananiers à fruits parthénocarpiques stériles ne disposent plus que de la multiplication végétative par ramification latérale comme moyen de survie. Nous utiliserons les termes de clones ou cultivars pour ces bananiers, comme le préconisent SIMMONDS (1959) et CHAMPION (1967), que nous opposerons aux dénominations latines des types sauvages (bananiers séminifères).

Les cultivars Fehi, dérivés des *Australimusa*, sont exclus de cette étude, aussi la notion de «cultivar» ne se référera qu'à ceux dérivés de la section *Eumusa*.

Les cultivars sont caractérisés par leur comestibilité, résultante de la combinaison de deux facteurs indépendants,

parthénocarpie et stérilité femelle. La parthénocarpie n'est effectivement pas exclusive des clones cultivés, puisqu'on la retrouve à un certain degré chez *M. acuminata* ssp. *banksii* (SIMMONDS, 1962). La stérilité femelle résulte de facteurs géniques et chromosomiques (hétérozygotie structurale) ; elle est plus ou moins absolue, et s'accompagne d'une stérilité mâle très variable d'un cultivar à l'autre.

Tous les bananiers sauvages sont diploïdes ($2n = 2x = 14, 18, 20$ ou 22). Les bananiers cultivés peuvent être diploïdes ($2n = 2x = 22$) ou triploïdes ($2n = 3x = 33$) ; on peut ajouter l'existence de quelques rares clones naturels tétraploïdes ($2n = 4x = 44$). Des niveaux supérieurs de ploïdie sont possibles mais n'ont été observés qu'à la suite d'hybridations expérimentales.

La classification des cultivars actuellement reconnue par l'ensemble des taxonomistes est celle établie par SIMMONDS et SHEPHERD (1955). CHEESMAN avait déjà précisé auparavant l'existence de cultivars de type *M. acuminata* ou *M. balbisiana* et d'origine hybride (CHAMPION, 1963). L'origine bispécifique avait d'ailleurs été remarquée dès 1865 par SULPIZ KURZ (SIMMONDS, 1962), mais n'avait pas été relevée.

La classification de SIMMONDS et SHEPHERD est basée à la fois sur le niveau de ploïdie et sur la contribution relative des deux espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana* à l'expression phénotypique du cultivar étudié. Les auteurs ont défini quinze caractères distinctifs des deux espèces ; chaque caractère observé est quantifié sur une échelle de 1 à 5, 1 correspondant à une expression de type *acuminata*, 5 à une expression de type *balbisiana* (tableau 5).

A la variété observée sont ainsi assignées deux valeurs numériques, la première étant son niveau de ploïdie ($2x, 3x, 4x$), la seconde, la somme des valeurs obtenues pour chaque caractère (entre 15 et 75) ou «score». Comme le souligne CHAMPION (1967), cette méthode n'avait pas pour but, au départ, d'être un instrument de détermination, mais devait vérifier les hypothèses relatives à l'origine de divers cultivars. Cependant, l'application à des hybrides artificiels montrait l'intérêt qu'elle pouvait avoir pour identifier la composition génomique et son utilisation est devenue telle.

Le tableau 6 reprend les scores obtenus par SIMMONDS et SHEPHERD pour des hybrides expérimentaux de constitution génomique connue («A» pour un génome *acuminata*, «B» pour un génome *balbisiana*). Les scores théoriques attendus sont définis par :

$$S = [n(A) \times 15 + n(B) \times 75] / l$$

n(A) : nombre de génomes *acuminata*

n(B) : nombre de génomes *balbisiana*

l : niveau de ploïdie

Pour une variété quelconque, la connaissance de son niveau de ploïdie et le calcul de son score autorisent sa classification dans un des groupes de constitution génomique ainsi définis (ou plus simplement «groupe génomique»).

La classification d'une soixantaine de clones révèle une dispersion des scores observés autour des scores théoriques

TABEAU 5 - Caractères distinctifs de *M. acuminata* et *M. balbisiana*
(source : CHAMPION, 1967 d'après SIMMONDS et SHEPHERD, 1955).

Caractère	Dans <i>Musa acuminata</i>	Dans <i>Musa balbisiana</i>
1 - couleur du pseudo-tronc	plus ou moins fortement marquée de plages brunes ou noires	plages très légères ou absentes
2 - canal pétiolaire	marges érigées ou étalées avec des ailes scarieuses vers le bas du pétiole, n'embrassant pas le pseudo-tronc	marges couvrant le canal dépourvues d'ailes vers le bas du pétiole, embrassant le pseudo-tronc
3 - rachis de l'inflorescence	habituellement pubescent	glabre
4 - pédicelles des fruits	courts	longs
5 - ovules	en deux rangées régulières dans chaque loge	en quatre rangées irrégulières dans chaque loge
6 - épaulement de la bractée	habituellement fort	habituellement faible
7 - comportement de la bractée après son soulèvement	la bractée se retourne et s'enroule en sens inverse	la bractée ne se retourne pas
8 - forme de la bractée	lancéolée ou en ove étroite, en cône pointu à partir de l'épaulement	en ove large, sans cône aigu
9 - apex de la bractée	aigu	obtus
10 - couleur de la bractée	rouge, violet foncé ou jaune extérieurement ; rose pourpre foncé ou jaune intérieurement	distinctement violet-brun extérieurement, cramoisi vif intérieurement
11 - flétrissement de la couleur interne	la bractée devient jaune vers la base	la couleur interne est continue jusqu'à la base
12 - cicatrices des bractées (coussinets)	proéminentes	à peine proéminentes
13 - tépale libre	variablement plissé en dessous de l'apicule	rarement plissé sous l'apicule
14 - couleur de la fleur mâle	crème blanc	variablement teinté de rose crème, jaune pâle ou rose pâle
15 - couleur du stigmate	orange ou jaune vif	

TABEAU 6 - Scores moyens observés chez des hybrides expérimentaux.
(d'après SIMMONDS et SHEPHERD, 1955).

Constitution génomique	Nombre de clones	Score moyen observé	Score théorique
AAAB	5	29,9	30
AAB	3	33,2	35
AB	11	45,9	45
AABB	3	46,0	45
ABB	3	59,0	55
ABBB	2	64,5	60

(tableau 7). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cet écart (défiance d'une échelle linéaire de scores, poids égaux attribués aux quinze caractères, score moyen des diploïdes *acuminata* supérieur à 15 ...) mais le besoin ne s'est pas fait sentir de modifier la formulation initiale du score total, les recouvrements à l'intérieur d'un même niveau de ploïdie étant inexistant.

A l'intérieur de chaque groupe génomique, les dénominations collectives regroupant des cultivars qui possèdent un ensemble de caractères morphologiques communs, sont conservées. On a ainsi un deuxième niveau de hiérarchisation en «sous-groupes» (tableau 8).

SIMMONDS (1966) présentait une classification des clones cultivés en 15 sous-groupes ; à ceux-ci, d'autres ensembles de variétés ont été rajoutés, que l'on peut qualifier de sous-groupes.

Le groupe AA ne comporte qu'un seul sous-groupe («Sucrier») largement répandu dans le monde. Ceci ne doit pas masquer le fait que plusieurs dizaines de clones diploïdes existent, sans être rattachés à des sous-groupes particuliers. A titre d'exemples, citons Pisang Lilin (ou Pisang Lidi), Pisang Kapas, Pisang Saribu en Indonésie/Malaisie ; Pisang Tongat au nord de Bornéo; Paka, Sikuzani à Zanzibar; Akondro Mainty à Madagascar ... cette liste étant loin

TABLEAU 7 - Déduction de la constitution génomique d'une variété par la connaissance de son niveau de ploïdie et de son score. Les intervalles des scores observés sont indiqués entre parenthèses (d'après SIMMONDS, 1966).

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	BBB	BBBB

d'être exhaustive.

Le groupe AAA comprend trois importants sous-groupes définis par SIMMONDS (1958).

Le sous-groupe «Gros Michel» est un ensemble de bananiers qui ont été largement utilisés pour la production à l'exportation jusqu'aux années 1950-1960.

La sensibilité de ces clones à la maladie de Panama (fusariose) a entraîné son remplacement par les variétés du sous-groupe «Cavendish», présentant un plus haut niveau de résistance.

Le sous-groupe «Red/Green Red» («Figue Rose/Figue Rose-Verte») est également largement répandu des Antilles aux Philippines, mais ne peut être considéré comme commercialement important.

On peut également signaler les deux sous-groupes africains «Lujugira/Mutika» et «Ibota». Le premier, décrit par SHEPHERD (1957) rassemble des cultivars de l'Afrique de l'Est, dont l'utilisation pour la fabrication de boissons fermentées les fait appeler «bananiers à bière». «Ibota» est un ensemble de bananiers de l'Ouest africain (Congo), très rustiques, que le score de 23 place à l'extrême du groupe des AAA (CHAMPION, 1967).

Les fruits de ces groupes exclusivement *acuminata* sont généralement consommés crus à maturité (bananes douces).

Le groupe AB ne comprend qu'un seul clone largement distribué mais de culture rare («Ney Poovan»).

Le groupe AAB présente un ensemble de sous-groupes disparates, tant par la morphologie que par la façon dont sont consommés les fruits.

«Silk» («Figue-Pomme») et «Pome/Prata» sont deux sous-groupes dont les bananiers produisent des bananes douces. Le premier est très apprécié en Extrême-Orient et en Amérique latine, présent en Afrique occidentale du Gabon à la Guinée. Son score de 26 le place à la limite du groupe AAB. Le second est commun en Inde, Hawaï, Australie et Brésil, et probablement présent en Afrique de l'Est (Somalie, Madagascar).

«Mysore», très cultivé en Inde, est actuellement développé au Brésil, mais beaucoup plus rare ailleurs. Les «Pisang Kelat» existent en Inde, Malaisie, Bornéo, mais offrent une médiocre qualité gustative comme banane douce. «Pisang Rajah» est répandu de la Malaisie/Indonésie jusqu'aux Philippines.

Le sous-groupe des «Plantains» comprend un nombre impressionnant de clones dérivés par mutations. On trouve ces bananiers à fruits farineux en Malaisie, Indonésie, Thaïlande, mais ils sont absents de Papouasie-Nouvelle Guinée et d'introduction récente aux Philippines. Leur importance dans la culture vivrière est grande en Afrique où ils occupent une vaste aire géographique au nord et au sud de l'Equateur. On les retrouve enfin en Amérique du Sud, jusque dans des populations indiennes très isolées.

On distingue, à l'intérieur de ce sous-groupe, deux types : «French» et «Corne». Les «Corne» sont caractérisés par une dégénérescence rapide de la partie mâle de l'inflorescence, conduisant à des fruits peu nombreux et hypertroués. Les «French» ont un développement inflorescentiel semblable à celui des autres bananiers, avec cependant une persistance des vestiges floraux sur la partie mâle du rachis. Entre ces deux types, des intermédiaires existent, où l'inflorescence dégénère moins rapidement ; ceux-ci sont souvent dénommés «Faux-Corne» ; DE LANGHE (1961)

tication et les peuplades indigènes, restées à un très faible niveau technologique, auraient maintenu ces cultivars en leur état évolutif.

On peut se demander, cependant, pourquoi ces diploïdes AA primitifs n'ont pas donné, au cours des siècles, quelques triploïdes ; ceci laisse supposer que leur état de stérilité n'était pas assez avancé (CHAMPION, 1967).

La situation actuelle (SHARROCK, 1988 ; TEZENAS DU MONTCEL, 1988) reflète encore cette proto-agriculture, mais les clones triploïdes plus vigoureux et à meilleur rendement (principalement du groupe ABB) remplacent de plus en plus fréquemment les diploïdes traditionnels.

Les «Plantains» d'Afrique.

SIMMONDS estime que l'introduction des bananiers en Afrique (probablement *via* Madagascar) a eu lieu voici environ deux mille ans (SIMMONDS, 1983). La situation actuelle montre une large couverture de la zone équatoriale par des cultivars de type «Plantains» (AAB), du golfe de Guinée à la cuvette congolaise, et des cultivars *acuminata* AA et AAA en Afrique de l'Est (CHAMPION, 1967).

Ces derniers présentent une diversification originale (bananiers «à bière»), et leur origine est par ailleurs très mal définie. Leur extension est très limitée vers l'ouest et suggère une introduction postérieure à celle des «Plantains».

DE LANGHE, sur la base de diverses considérations, suppose que l'introduction des «Plantains» en Afrique à partir de l'Inde serait beaucoup plus ancienne que l'estimation de SIMMONDS (*in* CHAMPION, 1967). Plusieurs arguments sont avancés datant cette introduction antérieurement au huitième millénaire avant J.C.).

Or, le fait que des cultivars de type *acuminata* n'aient pas été introduits en même temps que ces «Plantains» fait douter de l'origine de ceux-ci. Doit-on en conclure que les «Plantains» étaient présents en Inde avant les cultivars *acuminata* ? La nature de leurs génomes A peut-elle être remise en question ? DE LANGHE a tenté un rapprochement avec *M. flaviflora*, sympatrique de *M. balbisiana* au nord-est de l'Inde.

D'autre part, on ne trouve en Malaisie et en Indonésie que les types de «Plantains» à inflorescence dégénérée («Corne») ; DE LANGHE suppose que seuls ceux-ci ont été introduits dans le sud asiatique.

Enfin, l'existence de cultivars proches des «Plantains» aux Philippines (sous-groupe Laknau) vient compléter cette revue.

Sans contredire le modèle de SIMMONDS et SHEPHERD, on voit que l'évolution des bananiers cultivés n'est pas directement descriptible par une succession simple et linéaire d'événements, mais apparaît comme un réseau de plusieurs processus évolutifs étroitement imbriqués.

Autres espèces de *Eumusa* pouvant être intervenues dans la domestication.

L'ingérence possible de *M. flaviflora* dans l'apparition des «Plantains» vient d'être évoquée. Une autre espèce, *M. schizocarpa*, pourrait également être intervenue dans la phylogénèse des bananiers cultivés.

ARGENT (1976) observe en Papouasie-Nouvelle Guinée des hybrides naturels entre *M. schizocarpa* et *M. acuminata* ssp. *banksii*, et SHEPHERD (cité par ARGENT) trouve une parenté entre un cultivar local et *M. schizocarpa* ; ARGENT suppose par ailleurs que cette espèce a pu contribuer à l'élaboration d'un certain nombre de clones.

Les recherches en ce domaine sont encore insuffisantes et il faudra attendre de plus amples informations pour dépasser le stade de la spéculation.

AMELIORATION VARIETALE

L'amélioration variétale a généralement pour objectif d'accroître la productivité. Chez les bananiers, elle vise presque exclusivement l'obtention de variétés résistantes à divers parasites et ravageurs.

Nous commencerons donc par une revue des pathogènes actuellement les plus dangereux, avant de préciser les différentes stratégies de sélection envisagées (pour références, voir SHEPHERD, 1983 ; SIMMONDS, 1983 ; DE LANGHE, 1986 ; STOVER et BUDDENHAGEN, 1986 ; GANRY, 1988).

Parasites et ravageurs.

Les six maladies les plus importantes sont :

- Cercosporioses (Maladie de Sigatoka, Maladie des raies noires)
- Fusarioses (Maladie de Panama)
- Nématodes
- Charançons
- Viroses (Bunchy top)
- Bactérioses (Maladies de Moko).

Les cercosporioses, causées par *Mycosphaerella* spp., provoquent de sévères défoliations, entraînant des baisses de rendement pouvant aller jusqu'à 50 p. 100. La dernière décade a vu apparaître une nouvelle forme du pathogène, *Mycosphaerella fijiensis* (maladie des raies noires), qui tend à remplacer *Mycosphaerella musicola* (maladie de Sigatoka). Ce dernier n'était virulent que pour des cultivars de type «banane douce» (AAA ou AAB - «Figue Pomme» et «Pome/Prata»), alors que la nouvelle forme attaque également les cultivars «Plantains». Les traitements chimiques appliqués dans les grandes exploitations agricoles ne pouvant être envisagés pour des plantes en culture vivrière ou «de case» comme les «Plantains», la seule solution possible semble être l'utilisation de variétés résistantes.

Les fusarioses (*Fusarium oxysporum* f. *cubense*) touchent principalement les bananes douces. La race 1 du pathogène avait déjà par le passé conduit au remplacement en culture des variétés du sous-groupe «Gros Michel»



Fig. 6 * Extension des bananiers (d'après CHAMPION, 1967). (-----) les espèces, origine des cultivars; (-----) les plantains, extension ancienne; (-----) extension des cultivars en période historique.

(sensibles) par des cultivars du sous-groupe «Cavendish» (tolérants). L'apparition d'une nouvelle race à laquelle les «Cavendish» sont sensibles, met en péril les productions de bananes destinées en grande partie à l'exportation.

Les nématodes (principalement dues au *Radopholus similis*) réduisent grandement les productions de cultivars AAA ou AAB. L'acquisition d'une résistance au parasite serait une alternative plus satisfaisante, eu égard à la toxicité pour l'environnement des traitements nématicides.

Le Charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*) est particulièrement dommageable pour les «Plantains» (Afrique de l'Ouest) et les bananiers d'Afrique de l'Est. Ici encore, le traitement chimique est peu adapté aux pratiques culturales.

Le Bunchy Top, une virose, est un frein aux échanges internationaux de matériel végétal.

La bactériose dite «Maladie de Moko», due aux *Pseudomonas solanacearum*, se manifeste surtout en Amérique Latine et aux Philippines. Sans strict contrôle sanitaire, elle peut être dévastatrice, particulièrement pour les cultivars du groupe ABB.

Ce bref panorama souligne l'importance des nouvelles menaces parasitaires ; les traitements chimiques deviennent de plus en plus onéreux ou inutilisables en regard des modes culturaux des variétés touchées. La création de variétés résistantes aux principales maladies (cercosporiose noire, fusariose) apparaît comme la seule solution envisageable.

Avant de passer aux stratégies adoptées au niveau international, il est utile de rappeler les apports des programmes d'amélioration antérieurs.

Amélioration variétale : historique.

Presque tous les clones actuellement cultivés sont spontanés, issus d'une simple sélection clonale. Pourtant de nombreux travaux d'hybridation ont été entrepris depuis le début du siècle (et plus particulièrement sur les bananiers «doux» de type *acuminata*). Pourquoi n'ont-ils pas, ou si peu, abouti à de nouvelles variétés économiquement intéressantes ?

Les cultivars du sous-groupe «Gros Michel» (et particulièrement le mutant semi-nain «Highgate») étaient les clones commerciaux les plus cultivés pendant la première moitié du siècle. Ils avaient de plus l'avantage de posséder une certaine fertilité femelle, quoique très réduite. En 1922, les premiers essais d'amélioration furent pratiqués sur ceux-ci à l'ICTA de Trinidad, puis en Jamaïque à partir de 1924, alors que la fusariose s'étendait sur les plantations. La United Fruit Co., après un programme avorté à la fin des années 1920, reprit celui-ci au Honduras à partir de 1960.

L'objectif de tous ces programmes était «simple» : obtenir un «Gros Michel» résistant en premier lieu à la fusariose puis à la maladie de Sigatoka. Les sources de résistance étaient à rechercher au niveau des diploïdes (tableau 10).

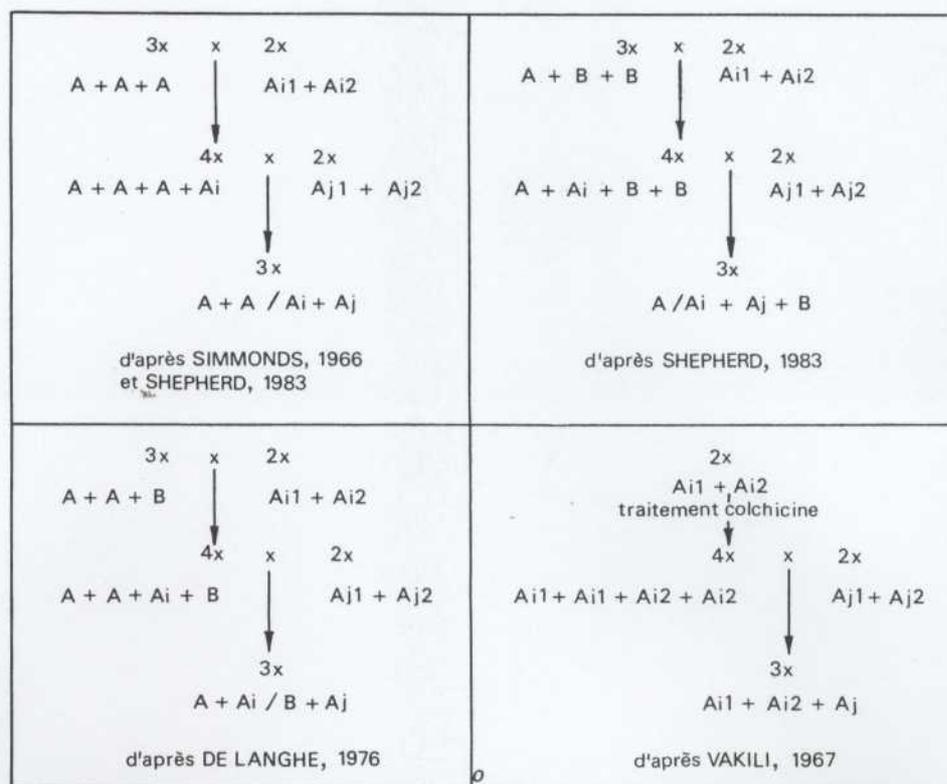


Fig. 7 * Différents schémas d'hybridation pour l'amélioration des bananiers cultivés.

Les premiers plans de sélection visaient l'obtention d'un triploïde (pour sa stérilité femelle) en passant par une étape tétraploïde (figure 7).

La pollinisation d'un «Gros Michel» par un diploïde *M. acuminata* ssp. *malaccensis* produisait quelques tétraploïdes, qui généralement n'avaient plus les qualités commerciales des «Gros Michel». Cependant ces tétraploïdes primaires étaient utilisés en back-crosses, donnant éventuellement des gamètes diploïdes viables. Les triploïdes obtenus se révélèrent plus éloignés encore de l'objectif à atteindre. Il apparut alors qu'un tétraploïde devait être le résultat final à utiliser commercialement, le programme d'amélioration jouant exclusivement sur la sélection du parent mâle.

Ainsi utilisa-t-on comme pollinisateur le cultivar mâle-fertile Pisang Lilin ; parmi les hybrides testés, un tétraploïde AAAA, le «Bodles Altafort», avait de bonnes caractéristiques et fut quelques temps commercialisé au Honduras.

On chercha donc à améliorer le parent diploïde, pour combiner parthénocarpie des cultivars AA et facteurs de résistance de certaines sous-espèces de *M. acuminata*. Plusieurs diploïdes ont ainsi été produits.

La méthode avait cependant plusieurs points faibles :

- le nombre de régimes à polliniser était impressionnant, eu égard à la faible fertilité du parent femelle,
- l'absence de stérilité femelle absolue chez les tétraploïdes laissait la possibilité de présence occasionnelle de graines dans les fruits,
- d'autre part, aucun des tétraploïdes obtenus n'était compétitif vis-à-vis des AAA du sous-groupe «Cavendish», qui associaient une haute productivité à une forte résistance à la fusariose (Race 1) sous les tropiques.

Les productions bananières s'orientèrent finalement vers ce sous-groupe qui devint le standard pour les bananiers à fruits doux exportables.

L'amélioration des bananiers à fruits farineux ne débuta qu'en 1954 par les travaux de DE LANGHE au Zaïre (alors Congo Belge) ; ceux-ci furent interrompus lors de l'accession à l'indépendance du pays.

Pour le sous-groupe «Plantains», DE LANGHE se heurta à une très forte stérilité femelle, complète pour les types «Corne».

Des essais préliminaires sur d'autres cultivars (sous-groupes «Ibota», «Pome/Prata») furent réalisés, mais ce n'est que très récemment que l'amélioration a vraiment pris en compte les bananiers «à cuire» des groupes AAB et ABB.

Le regain d'intérêt pour les programmes d'amélioration est lié à l'apparition de deux fléaux nouveaux : la race 4 de *Fusarium oxysporum* (maladie de Panama), à laquelle les cultivars du sous-groupe «Cavendish» sont sensibles, et de *Mycosphaerella fijiensis* (maladie des raies noires) affectant, outre les variétés à bananes douces, les cultivars du sous-groupe «Plantains».

Amélioration variétale : perspectives.

On peut distinguer ici deux voies d'approche : l'amélioration des cultivars triploïdes existants et la création de nouveaux cultivars.

La première reprend les techniques classiques d'hybridation d'un triploïde aux qualités reconnues avec un diploïde amélioré. On rappellera les avantages et les défauts des tétraploïdes primaires ainsi obtenus :

- on conserve intégralement la structure génétique du parent femelle et l'on obtient ainsi un tétraploïde relativement proche sur le plan qualitatif du cultivar que l'on voulait améliorer,

- on a un bon contrôle des caractères introduits, d'autant plus si ceux-ci seront homozygotes chez le parent mâle,

TABLEAU 10 - Comportement de quelques sous-espèces de *M. acuminata* et de quelques cultivars vis-à-vis des fusarioses et cercosporioses (d'après STOVER et BUDDENHAGEN, 1986 ; DESSAUW, 1987).

<i>M. acuminata</i>	Fusarioses		Cercosporioses	
	Race 1	Race 4	<i>musicola</i>	<i>fijiensis</i>
ssp. <i>malaccensis</i>	R	S	R	
ssp. <i>banksii</i>	R		S	S
ssp. <i>burmannica</i>			R	R
ssp. <i>microcarpa</i> (<i>truncata</i>)			R	
ssp. <i>siamea</i>			R	
ssp. <i>errans</i>	S		R	
cultivars				
Pisang Lilin (AA)	R	S	R	
Pisang Jari Buaya (AA)			R	R
Gros Michel (AAA)	S	S	S	S
Cavendish (AAA)	R	S	S	S
Plantains (AAB)	R	R	R	S

R : résistant S : sensible

- l'introduction de caractères se fait au niveau d'un unique génome haploïde, soit un quart seulement du génome tétraploïde. Les caractères à introduire doivent être fortement dominants,

- le nombre de caractères introductibles en une seule étape est, dans la pratique, limité,

- la stérilité femelle des tétraploïdes est incomplète,

- les tétraploïdes obtenus sont toujours inférieurs au parent de départ.

Cette méthode est certainement la plus rapide et applicable aux bananes douces («Gros Michel», «Pome/Prata», «Mysore») et aux bananes à cuire («Plantains», «Laknau»), avec les limitations que l'on sait quant à la fertilité femelle des triploïdes. A noter cependant que les membres du sous-groupe «Cavendish» sont totalement femelle-stérile et ne peuvent être concernés par ces approches.

Cette voie semble plus utile pour l'obtention de variétés à usage localisé (suivant les nécessités régionales) que pour des bananiers en production intensive pour l'exportation.

L'étape suivante, obtention d'un triploïde par croisement d'un tétraploïde primaire par un diploïde, a l'avantage de redonner un niveau de ploïdie plus sûr quant à la stérilité. De plus, elle permet l'introduction des caractères à un deuxième niveau (donc un plus grand nombre de caractères introductibles potentiellement et une nécessité de dominance moins absolue).

En contrepartie, on perd l'identité de la structure génétique de la plante mère, la méiose au niveau du tétraploïde entraînant des ségrégations géniques dont les résultats sont imprévisibles. Ainsi, tous les triploïdes obtenus à partir de Gros Michel étaient qualitativement très éloignés des cultivars initiaux.

Cette méthode peut paraître très aléatoire et nécessite de grandes surfaces pour procéder à l'estimation au champ des divers hybrides (à chacune des deux étapes).

La deuxième voie, création de nouveaux cultivars, a essentiellement pour base les bananiers diploïdes, cultivars ou espèces séminifères.

L'obtention directe de triploïdes par croisement entre cultivars AA et types séminifères *acuminata* est peu réalisable, les cultivars diploïdes aptes à générer des embryons triploïdes étant excessivement rares.

L'obtention de triploïdes du groupe AAB nécessite l'utilisation de diploïdes AB. Au vu de la rareté de tels hybrides naturels, la création de cultivars AAB passerait par deux étapes. Cette méthode semble hasardeuse mais mérite d'être étudiée.

Une autre possibilité consiste à passer par l'intermédiaire d'un autotétraploïde, obtenu par doublement à la colchicine d'un diploïde amélioré. Ce tétraploïde est finalement croisé avec un diploïde pour atteindre le niveau de ploïdie optimal (3x).

Suite aux travaux de SHEPHERD (1987), DESSAUW (1987) souligne l'importance des types des croisements à effectuer pour obtenir des diploïdes améliorés efficacement utilisables ; l'amélioration doit se faire dans un premier temps à l'intérieur de groupes de diploïdes parfaitement interfertiles (groupes que l'on peut définir comme les «zones géographiques» de SHEPHERD). Seules les dernières étapes seront des croisements entre groupes ou espèces différents, de façon à compléter la stérilité par des combinaisons chromosomiques hétérogènes.

Les perspectives de l'amélioration des bananiers passent, à plus ou moins long terme, par le développement des vitrométhodes (DE LANGHE, 1986 ; GANRY, 1988). Celles-ci devraient venir en appui aux hybridations classiques, principalement pour forcer les barrières de stérilité, mais également dans le domaine de l'hybridation somatique. Par contre, leur utilité pour accroître la variabilité par mutagenèse est encore discutable (SHEPHERD, 1983).

OBJECTIFS DE L'ETUDE CHIMIOTAXONOMIQUE

L'amélioration variétale des bananiers nécessite une bonne connaissance des relations entre les différentes variétés et espèces, que les méthodes de la taxonomie classique ne permettent pas toujours de décrire convenablement.

La réalité génétique sous-jacente aux classifications morphophysiologiques n'est que partiellement comprise. Nous avons abordé cette problématique par l'étude d'une collection de bananiers sauvages et cultivés, au travers des marqueurs polyphénoliques et enzymatiques.

Des nombreuses questions que l'on pouvait se poser quant à l'organisation génétique du genre *Musa*, nous avons choisi celles qui concernaient plus directement l'amélioration des variétés cultivées. Tous les schémas d'amélioration reposent principalement sur les diploïdes, séminifères ou cultivés. La connaissance des degrés de différenciation inter- et intra-spécifiques des espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana* méritait un approfondissement, vu l'importance que ces deux espèces revêtent dans l'origine des cultivars.

Le modèle de l'origine bispécifique de bananiers cultivés est classiquement admis, mais la possibilité d'introgessions par d'autres espèces que *M. acuminata* et *M. balbisiana* n'est pas écartée. Nous avons cherché à savoir si la diversité des cultivars pouvait s'expliquer par ces deux espèces seules, ou si d'autres origines devaient être supposées.

Parallèlement, la compréhension de la phylogénie des cultivars est souvent imprécise ; les liens entre niveaux de ploïdie sont difficiles à établir. Connaître ceux-ci devrait permettre de diriger plus efficacement les hybridations, particulièrement dans le domaine de la création variétale.

La grande diversité des cultivars et la classification qui découle de son observation est-elle le reflet d'une différenciation génétique profonde ? Quelles relations existent entre les divers groupes et sous-groupes établis par la morphotaxonomie ?

Les outils chimiotaxonomiques présentés ci-après sont, par leur nature, complémentaires des méthodes classiques de la taxonomie. Leur utilisation devrait apporter certaines réponses à ces questions.

à suivre

CHEMOTAXONOMIE UND ORGANISATION DER GENE IN DER GATTUNG *MUSA*.

J.-P. HORRY.

Fruits, Sep. 1989, vol. 44, n° 9, p. 455-475.

KURZFASSUNG - Es ist davon auszugehen, dass die angehauchten Bananenpflanzen den beiden besonderen Arten der Gattung *Musa* entstammen : *M. acuminata* COLLA und *M. balbisiana* COLLA. Die vegetative Langzeitverbreitung hat zu einer grossen Vielfalt in den angebauten Pflanzenformen geführt. Anhand des derzeit verfügbaren, morphologischen und zytogenetischen Datenmaterials ist es noch nicht gelungen, die Organisation der Gene und die Entwicklungsgeschichte wild wachsender und kultivierter Bananenpflanzen völlig zu klären. Im Zuge eines neuen, chemotaxonomischen Ansatzes werden zwei biochemische Marker, Flavonoide und Isozyme, zur Analyse der *Musa*-immanenten Diversifizierung eingesetzt.

Für 80 Bananensorten wird der Polymorphismus der Flavonoide (Anthocyanine und Flavonol-Glycoside) untersucht und ein Entwicklungsschema erarbeitet. *M. acuminata* und *M. balbisiana* haben unterschiedliche Phenol-Stoffwechsel entwickelt ; die Beobachtungsergebnisse lauten auf ausgeprägte Differenzierung bei *M. acuminata* und gezielte Rangordnung in der Entwicklung der Arten und Unterarten. Die Sortenanalyse lässt den Schluss zu, dass die Domestikation im Verlauf der Differenzierung von *M. acuminata* in verschiedenen Entwicklungsstadien eine Wiederholung erfahren konnte.

Die Analyse der Enzymvielfalt anhand von 8 polymorphen Loci bei 113 wild wachsenden bzw. angebauten Sorten ergibt einen hohen Grad an Unterschiedlichkeit zwischen den Arten *M. acuminata* und *M. balbisiana*. Die *M. acuminata* innewohnende Vielfalt ist beträchtlich und signalisiert von der Struktur her eine Abschottung, welche wahrscheinlich mit geografisch bedingter, partieller züchterischer Isolierung in Zusammenhang zu bringen ist. Die geschilderten Ergebnisse stimmen mit jenen der Untersuchung des Flavon-Polymorphismus überein. Der Vergleich zwischen wild wachsenden und angebauten *acuminata* lässt den Schluss zu, dass die Domestikation auf eingeschränkter GenGrundlage stattgefunden hat.

Die anhand der beiden oben erwähnten Marker erarbeiteten Klassifikationen bestätigen grosso modo die herkömmlichen morphologisch-physiologischen Klassifikationen. Die auf die Bananenpflanzen angewandte Isozym-Elektrophorese erweist sich als effektives und vielversprechendes Arbeitsmittel für die Genmaterialforschung und für Klassifikations- und züchterische Zwecke.

QUIMIOTAXONOMIA Y ORGANIZACION GENETICA EN EL GENERO *MUSA*.

J.-P. HORRY.

Fruits, Sep. 1989, vol. 44, n° 9, p. 455-475.

RESUMEN - Se supone que los bananos cultivados derivan de dos especies particulares del género *Musa* : *M. acuminata* COLLA y *M. balbisiana* COLLA. Una propagación vegetativa muy antigua ha conducido a una muy gran diversidad de las formas cultivadas. Los datos morfológicos y citogenéticos no han permitido aclarar totalmente la organización genética y la evolución de los bananos, silvestres y cultivados. Se emprende una aproximación quimiocotaxonomica para analizar la diversificación en el seno del género *Musa* se utilizan dos clases de marcadores bioquímicos, flavonoides e isozimas.

El poliformismo de los flavonoides (antocianinas y glicósidos de flavonoles) se examina en 80 variedades de bananos y se desprende un esquema evolutivo. *M. acuminata* y *M. balbisiana* han optado por metabolismos fenólicos distintos ; los resultados observados muestran el alto nivel de diferenciación de *M. acuminata* y conducen a una jerarquización evolutiva de las especies y subespecies. El estudio de las variedades cultivadas sugiere que la domesticación ha podido repetirse a diferentes niveles evolutivos durante la diferenciación de *M. acuminata*.

El análisis de la diversidad enzimática en 113 variedades, silvestres y cultivadas, a través de 8 locus polimorfos muestra una gran diversidad de las especies *M. acuminata* y *M. balbisiana*. La diversidad en el interior de la especie *M. acuminata* es alta y su estructuración refleja una compartimentación verosimilmente ligada a un aislamiento reproductivo parcial de naturaleza geográfica. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por el análisis del polimorfismo flavónico. La comparación entre *acuminata* silvestres y cultivados revela que la domesticación se operó sobre una base genética reducida.

Las clasificaciones obtenidas a través de los dos tipos de marcadores corroboran globalmente las clasificaciones morfo-fisiológicas clásicas. La electroforesis de isozimas, aplicada a los bananos, se revela como un instrumento eficaz y prometedor, tanto en el dominio de las investigaciones en recursos genéticos como para la clasificación y la selección.