

Revue des stratégies d'amélioration conventionnelle de *Musa*

Kodjo Tomekpe, Christophe Jenny et Jean-Vincent Escalant

La plupart des bananiers cultivés sont triploïdes. Si la triploïdie confère une certaine vigueur à la plante, elle contribue également à la stérilité qui freine considérablement l'amélioration des bananiers par croisement et constitue un défi pour l'amélioration conventionnelle. Malgré ces difficultés inhérentes au bananier, des progrès notables ont été accomplis ces vingt dernières années et il n'est pas exceptionnel aujourd'hui de rencontrer des hybrides artificiels dans plusieurs stations de recherche et d'appui au développement rural, voire dans les exploitations familiales.

Ces progrès sont l'oeuvre des quelques programmes d'amélioration conventionnelle (Menendez et Shepherd 1975, Rowe et Rosales 1992, Shepherd 1968, Soares Filho *et al.* 1992, Swennen et Vuylsteke 1990, Bakry et Horry 1992, Jenny *et al.* 1994, Tomekpe *et al.* 1998). Au Honduras, la *Fundación Hondureña de Investigación Agrícola* (FHIA) est le plus ancien programme existant qui travaille sur plusieurs types de bananes dessert et à cuire. C'est le seul programme à améliorer la banane dessert 'Gros Michel'. La FHIA a développé divers types d'hybrides dont quelques-uns sont actuellement distribués dans plusieurs pays. En France et en Guadeloupe, le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) se spécialise depuis une vingtaine d'années sur la création de nouvelles bananes dessert triploïdes pour l'export à partir d'un schéma simple et original basé sur la connaissance et l'exploitation de la diversité existante chez les variétés diploïdes à dessert (Bakry *et al.* 1997). Au Nigeria, au Cameroun et en Ouganda, l'Institut international d'agronomie tropicale (IITA) améliore les bananiers plantain depuis une vingtaine d'années et plus récemment s'est engagé dans l'amélioration des bananiers des hauts plateaux d'Afrique de l'Est. Au Cameroun, le Centre africain de recherches sur bananier et plantain (CARBAP, ex-CRBP) est spécialisé depuis une douzaine d'années dans l'amélioration des bananiers plantain dont il dispose de la plus grande collection au monde. Au Brésil, la *Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária* (EMBRAPA) travaille sur les bananiers des sous-groupes Pome et Silk très prisés dans ce pays.

La stratégie 3x/2x

Deux éléments ont été déterminants dans le développement de la stratégie 3x/2x : la mise en évidence d'une fertilité femelle résiduelle chez certains cultivars triploïdes d'une part et l'observation d'une proportion importante de tétraploïdes au sein de leurs descendants d'autre part, grâce à la formation de gamètes triploïdes non réduits qui permettent de conserver l'entièreté du génome des triploïdes. Cette stratégie a été largement exploitée pour tenter de créer des hybrides tétraploïdes résistants aux maladies et de bonne valeur agronomique en pollinisant des triploïdes sensibles avec des diploïdes mâle fertiles et résistants.

Les exemples les plus connus dans les hybrides tétraploïdes de type dessert de la FHIA sont issus de croisements entre des mutants nains 'Gros Michel' et 'Prata' et des diploïdes améliorés résistants aux maladies des raies noires et de Sigatoka et au nématode *Radopholus similis*. Concernant les bananes à cuire, on distingue le CRBP-39 du CARBAP et le FHIA-21 (hybrides de bananier plantain) et le BITA-3 de l'IITA (hybride de banane à cuire) tous résistants à la maladie des raies noires et actuellement en cours d'adoption ou déjà cultivés dans certains pays (figure 1).

Il faut cependant noter que la quasi-totalité des hybrides AAAB (issus de croisements entre un AAB et un AA) sont susceptibles d'exprimer les symptômes du virus de la mosaïque en tirets du bananier (BSV) causés par l'activation des séquences virales intégrées dans le génome B de ces cultivars. De plus, la fertilité réduite des rares cultivars fertiles ne permet de générer que des populations de faible taille et il faut souvent un nombre considérable de croisements pour espérer des résultats intéressants. Un autre inconvénient concerne la teneur élevée en eau dans les fruits tétraploïdes qui mûrissent et ramollissent rapidement.

Par ailleurs, les hybrides tétraploïdes, aussi bien AAAB que AAAA ou AABB, héritent souvent du parent diploïde fertile d'une fertilité mâle et femelle. Ils sont par conséquent susceptibles de produire des bananes à graines s'ils sont pollinisés, ce qui bien évidemment réduit leur qualité, d'où la nécessité d'enlever les inflorescences pour éviter des pollinisations importunes. Il faut rappeler aussi que la



Figure 1. Tétraploïdes résistants à la maladie des raies noires. De gauche à droite, FHIA-21 produit par la FHIA, CRBP-39 produit par le CARBAP et Beta-3 produit par l'IITA.

stratégie 3x/2x permet également de créer de nombreux hybrides diploïdes de type AA. Plus de 50% des hybrides générés par certains bananiers plantain sont des diploïdes AA.

Amélioration des diploïdes

Contrairement aux triploïdes, les diploïdes sont très fertiles et renferment une diversité génétique considérable ; ils peuvent être sauvages, semisauvages ou parthénocarpiques avec souvent une ou plusieurs sources de résistance (ou de tolérance) aux maladies et ravageurs, ainsi que des qualités organoleptiques diverses. Ils ont des taux d'hétérozygotie variés et certains d'entre eux sont des ancêtres des cultivars triploïdes à améliorer. Ils sont donc de bons parents et un matériel idéal pour les études génétiques et cytogénétiques nécessaires à l'optimisation de l'amélioration génétique des bananiers.

Après avoir intensément utilisé des diploïdes sauvages, les améliorateurs se sont rendus à l'évidence que le choix du 'donneur de résistance' doit également tenir compte de ses caractéristiques agronomiques et, si possible, de certains critères de qualité de fruit, d'où la mise en place de stratégies de développement de diploïdes améliorés.

La grande diversité génétique des diploïdes collectés en Asie du sud-est et en Inde a permis de sélectionner des diploïdes sauvages, semi-parthénocarpiques et parthénocarpiques, tel 'Calcutta 4' (*Musa acuminata* ssp. *burmanicoïdes*) et 'Pisang lilin' (diploïde parthénocarpique fertile à fruits sans graines). Ces derniers ont été utilisés pour améliorer les cultivars triploïdes mais ont également servi de base pour développer des parents diploïdes améliorés. On citera notamment M 53 (résistant aux maladies foliaires causées par *Mycosphaerella* et à la fusariose) créé dans les années 50 par l'ancien programme d'amélioration du *Jamaican Banana Board* et les diploïdes élités mis au point par la FHIA dont certains ont des résistances multiples

(aux maladies foliaires, aux nématodes et à la fusariose) et des fruits nettement plus longs que les petits fruits des diploïdes sauvages (figure 2). Par ailleurs, de nombreux hybrides diploïdes monospécifiques AA et interspécifiques AB ont été créés par le *National Research Centre on Banana* (NRCB) et la *Tamil Nadu Agricultural University*, en Inde.

Depuis peu, des hybrides diploïdes fertiles AA sont utilisés comme parents ou comme matériel de base pour développer des diploïdes élités. Il s'agit en particulier d'hybrides de bananier plantain résistants aux maladies foliaires et dotés d'une qualité de fruit proche de celle des bananes plantain. Cette approche est surtout utilisée par le CARBAP et l'IITA pour développer des diploïdes spécifiques de certains sous-groupes comme les bananiers plantain et les bananiers des hauts plateaux d'Afrique de l'Est.

La stratégie 4x/2x

Dans le cadre de la stratégie 4x/2x, des hybrides triploïdes sont créés par hybridation entre un parent diploïde et un

Figure 2. Diploïdes naturels et améliorés par la FHIA. De gauche à droite, 3362, 3142, PJB, 3437, 2989, C-IV, 2095 et Lidi.



parent tétraploïde obtenu préalablement par doublement chromosomique à la colchicine d'un ancêtre diploïde ou d'un hybride diploïde amélioré (figure 3). Cette stratégie imite le processus naturel d'évolution des bananiers, les cultivars triploïdes naturels étant soi-disant issus d'ancêtres diploïdes grâce à une production accidentelle de gamètes non réduits chez l'un des parents diploïdes lors de l'hybridation (Simmonds 1962). L'erreur méiotique conduisant à ces gamètes non réduits est remplacée dans la stratégie 4x/2x par un doublement chromosomique de l'un des parents par traitement à la colchicine (Bakry *et al.* 1997, Stover et Buddenhagen 1986, Vakili 1967). L'hybridation ne peut se poursuivre car le produit obtenu présente une stérilité presque totale et ne peut donc plus être amélioré par voie conventionnelle.

Contrairement à la stratégie 3x/2x, la stratégie 4x/2x ne cherche pas à améliorer des variétés existantes mais plutôt à créer de nouvelles variétés améliorées, proches des cibles fixées, à partir de variétés ancestrales. Ces hybrides doivent donc réunir l'ensemble des caractéristiques classiques des bananiers à améliorer, plus les caractères améliorés pour lesquels la stratégie a été mise en place.

Cette stratégie, particulièrement utilisée par le Cirad, a été rendue possible grâce à une meilleure connaissance de l'évolution des bananiers basée sur leurs caractères morphologiques et moléculaires (Fauré *et al.* 1994, Jenny *et al.* 1999). L'importance de la variabilité génétique à l'intérieur du génome *acuminata* a ainsi été mise en relation avec la variabilité dans la qualité des fruits des grands

groupes cultivés. L'exemple le plus frappant est probablement le lien de parenté entre la sous-espèce *Musa acuminata* spp. *banksii* et les bananiers de types à cuire. On a ainsi pu produire des hybrides triploïdes de type à cuire d'origine purement *acuminata*. La variabilité du génome *acuminata* permet également de varier grandement le type de fruit et de plant obtenus, dessert ou à cuire mais également plus ou moins sucré ou acidulé, fruit long ou court, plante à rejetonnage plus ou moins important ou dont le rendement est plus ou moins élevé, etc.

Parmi les premiers résultats obtenus, le CARBAP a pu identifier parmi les quelques 100 individus issus du croisement BB x AAAA (avec des AAAA sensibles et des BB partiellement résistants à la maladie des raies noires), environ 20% d'hybrides présentant une résistance intéressante à la maladie des raies noires. Par ailleurs, en combinant des hybrides de bananier plantain diploïdes avec des tétraploïdes *acuminata* de type à cuire obtenus au Cirad, le CARBAP a pu obtenir des populations de quelques centaines d'individus au sein desquelles plusieurs hybrides triploïdes *acuminata* AAA résistants à la maladie des raies noires sont en cours de sélection.

En résumé, cette stratégie présente des avantages indiscutables : un nombre élevé de géniteurs disponibles, une meilleure prévision de l'héritabilité des caractères intéressants, une meilleure fertilité des géniteurs diploïdes qui se traduit par des populations de tailles plus importantes permettant de mettre en place un vrai programme de sélection pouvant même inclure plusieurs critères d'amélioration. Elargir la base des géniteurs diploïdes en développant une stratégie d'amélioration des diploïdes ou en réalisant des prospections complémentaires dans les régions d'intérêt pourrait augmenter le potentiel de cette stratégie. A cet égard, le CARBAP développe actuellement, à partir d'hybrides de bananier plantain diploïdes résistants à la maladie des raies noires, des diploïdes améliorés de deuxième et de troisième génération (diploïdes secondaires et tertiaires) par croisement entre des hybrides de bananier plantain diploïdes et des sources de résistance qui sont en cours de doublement chromosomique. Notons, cependant, que les hybrides AAB issus des croisements AAAA x BB sont susceptibles d'exprimer le BSV.

Etant donné les inconvénients de la stratégie 3x/2x et la fertilité des tétraploïdes obtenus, ces derniers sont vite apparus comme des produits intermédiaires. C'est ainsi qu'ils ont été tout naturellement croisés avec des diploïdes pour obtenir des triploïdes

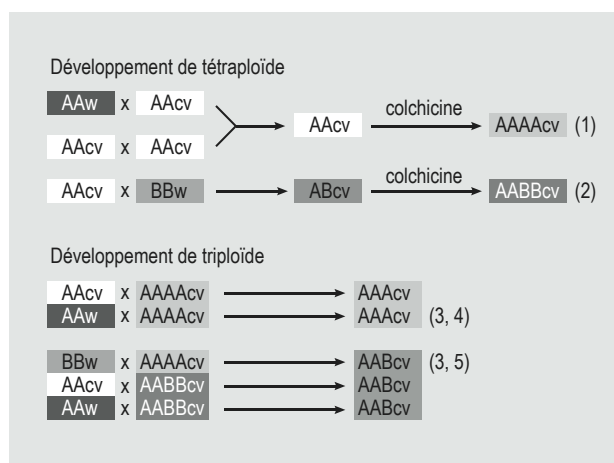


Figure 3. La stratégie 4x/2x utilisée par le Cirad et le CARBAP.

1. Environ 20 clones développés au CARBAP et au Cirad.
2. Arrêté en raison du problème du BSV.
3. Environ 400 plants en champ.
4. 98% de la progéniture est triploïde.
5. Arrêté en raison du problème du BSV.

'génomiquement' plus proches des cultivars triploïdes initiaux, dits triploïdes primaires, alors que les triploïdes issus des croisements 4x/2x sont dits triploïdes secondaires. La stratégie 3x/2x est en fait utilisée dans ce cas comme une possibilité unique d'extraction des caractéristiques intéressantes des cultivars triploïdes appréciés. Ce matériel est ensuite mieux exploité à une échelle plus importante grâce aux hybrides parentaux tétraploïdes et diploïdes (hybrides F1) plus fertiles et susceptibles de générer des populations plus importantes d'hybrides F2 qui sont en fait les petits-enfants des cultivars triploïdes populaires.

On ne doit cependant pas perdre de vue le fait que le gain génétique obtenu grâce à la restitution nucléaire de l'étape précédente sera réduit par la recombinaison qui se produira lors de la méiose du tétraploïde. Le choix des parents diploïdes pour le croisement F1, mais également pour le croisement F2, est donc très important et de lui dépendra la qualité ou la reconstitution d'hybrides triploïdes secondaires. Ces derniers devraient garder les caractéristiques appréciées de leurs grands-parents (les cultivars triploïdes initiaux) auxquelles seraient ajoutés des caractères de résistance aux maladies et ravageurs.

Cette stratégie a permis à l'IITA, l'EMBRAPA et la FHIA d'obtenir des populations d'hybrides de tailles suffisantes pour effectuer des sélections intéressantes d'hybrides triploïdes secondaires de qualité. Le CARBAP utilise également cette approche pour générer des populations importantes d'hybrides triploïdes secondaires à partir de tétraploïdes primaires issus des quelques rares bananiers plantain nains. L'avantage majeur de cette stratégie à deux étapes est l'obtention, via les hybrides primaires, de plusieurs centaines de descendants de deuxième génération à partir de cultivars triploïdes fortement stériles. L'exemple d'hybrides triploïdes de type nain obtenus à partir d'hybrides tétraploïdes primaires eux-mêmes issus de cultivars triploïdes de bananiers plantain nains, mérite d'être souligné.

Conclusion

Malgré les difficultés inhérentes à la plante et la faiblesse des ressources allouées à l'amélioration des bananiers, des progrès non négligeables ont été accomplis ces vingt dernières années, notamment sur les bananiers de consommation locale, c'est-à-dire ceux qui ne font pas l'objet d'un commerce international par les grandes compagnies. Les choses sont un peu différentes pour les bananes dessert d'exportation : les grandes compagnies recherchent des variétés

résistantes mais qui répondent surtout à des standards bien précis de gestion pré et post-récolte. C'est l'une des raisons pour lesquelles les hybrides tétraploïdes de banane dessert créés par la FHIA n'ont pas été adoptés par l'industrie bananière.

Des progrès plus importants pourraient être obtenus si des moyens adéquats étaient consacrés à l'amélioration conventionnelle et si la coopération était encouragée. Il faudrait également faire avancer les études moléculaires pour rendre plus efficace l'amélioration assistée par marqueurs. Ces études devraient englober l'identification des gènes de résistance mais également ceux liés à la tolérance aux stress abiotiques, à la parthénocarpie et à la qualité des fruits. Beaucoup de choses intéressantes peuvent être réalisées en amélioration conventionnelle mais cette dernière devrait être combinée avec des méthodes non conventionnelles en plein développement telles que la mutagenèse et la transformation génétique, voire la fusion de protoplastes. Seule une approche globale est en mesure de résoudre durablement l'ensemble des problèmes que doivent affronter les cultivars. Par ailleurs, il ne faudrait pas perdre de vue la nécessité d'intégrer les stratégies d'amélioration dans une approche globale de gestion durable de la culture bananière, les variétés améliorées ne pouvant à elles seules tout régler.

Références

- Bakry F. & J.P. Horry. 1992. Tetraploid hybrids from interploïd 3x/2x crosses in cooking bananas. *Fruits* 47:641-655.
- Bakry F., F. Carreel, M.-L. Caruana, F.X. Côte, C. Jenny & H. Tézenas du Montcel. 1997. Les bananiers. Pp. 109-140 in *L'amélioration des plantes tropicales* (A. Charrier, M. Jacquot, S. Hamon et D. Nicolas, eds). CIRAD and ORSTOM.
- Fauré S., J.-L. Noyer, F. Carreel, J.P. Horry, F. Bakry & C. Lanaud. 1994. Maternal inheritance of chloroplast genome and paternal inheritance of mitochondrial genome in bananas (*Musa acuminata*). *Current Genetics* 25:265-269.
- Jenny C., F. Carreel, K. Tomekpé, X. Perrier, C. Dubois, J.P. Horry & H. Tézenas du Montcel. 1999. Les bananiers. Pp. 113-139 in *Diversité génétique des plantes tropicales cultivées* (P. Hamon, M. Seguin, X. Perrier et J.C. Glaszmann, eds). CIRAD, Montpellier.
- Menendez T. & K. Shepherd. 1975. Breeding new bananas. *World crops* May/June 104-112.
- Rowe P. & F. Rosales. 1992. Genetic improvement of bananas, plantains and cooking bananas in FHIA, Honduras. Pp. 243-266 in *Breeding bananas and plantains : proceedings of an International Symposium on Genetic Improvement of Bananas for their Resistance to Diseases and Pests* (J. Ganry, ed.). CIRAD-FLHOR, Montpellier, France.
- Shepherd K. 1968. Banana breeding in the West Indies. *Pest articles and news summaries* 14:370-379.
- Simmonds N.W. 1962. *The evolution of the bananas*. Longmans, Green & Co, London.

Kodjo Tomekpe travaille au Centre africain de recherches sur bananiers et plantains (CARBAP) au Cameroun, **Christophe Jenny** au Centre de Coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad), Guadeloupe et **Jean-Vincent Escalant** à l'INIBAP, France

Soares Filho W., S. Dos, Z.J.M. Cordeiro, K. Shepherd, J.L.L. Dantas, S. de Oliveira e Silva & M.A.P. da Cunha. 1992. The banana genetic improvement programme at CNPMF/EMBRAPA, Brazil. Pp. 339-346 in *Breeding bananas and plantains : proceedings of an International Symposium on Genetic Improvement of Bananas for their Resistance to Diseases and Pests* (J. Ganry, ed.). CIRAD-FLHOR, Montpellier, France.

Stover R.H. & I.W. Buddenhagen. 1986. Banana breeding: polyploidy, disease resistance and productivity. *Fruits* 41:175-191.

Swennen R. & D. Vuylsteke. 1990. Aspects of plantain breeding at IITA. Pp. 252-266 in *Sigatoka leaf spot disease: Proceedings of an international workshop* (R.A. Fullerton and R.H. Stover, eds). San José, Costa Rica.

Tomekpe K., P. Rowe, H. Tezenas du Montcel & D. Vuylsteke. 1995. Plantain and Popoulou/Maia Maoli Breeding: current approaches and future opportunities. Workshop INIBAP/MARDI, Serdang, Malaysia.

Vakili N.G. 1967. The experimental formation of polyploidy and its effect in the genus *Musa*. *Amer. J. Bot.* 54:24-36.

Amélioration génétique

Les plantes modèles peuvent-elle contribuer à améliorer le bananier par la voie biotechnologique ?

Martin B. Dickman

Le bananier doit faire face à diverses agressions de l'environnement, en particulier à des agents pathogènes et bactériens ainsi qu'à des ravageurs et des stress abiotiques. Circonstance aggravante, la diversité des cultivars est en ce qui le concerne limitée. De plus, les techniques classiques de sélection sont délicates à mettre en œuvre en raison de la faible fertilité des plantes femelles, de la stérilité, de la ploïdie et de la production réduite de graines. De ce fait, la génétique classique présente des difficultés ainsi que des possibilités limitées, tout en demandant énormément de temps. Si l'on considère globalement les difficultés de la génétique classique, la diversité génétique limitée des cultivars et les piètres résultats de la lutte contre les maladies, ce sont autant de facteurs qui tendent à montrer la nécessité de mettre au point d'autres stratégies d'amélioration du bananier. La biotechnologie est particulièrement adaptée à cette culture. Cette synthèse portera sur deux questions distinctes mais qui se recoupent : (i) le rôle des plantes modèles pour fournir des méthodes d'amélioration du bananier reposant sur la biotechnologie et (ii) les approches conceptuelles visant à générer des bananiers dotés d'une résistance accrue à la maladie et à d'autres agressions de l'environnement.

Les attraits du génie génétique

Bien que l'application des méthodes utilisant de l'ADN recombiné pour produire des plantes transgéniques présentant des caractères agronomiques améliorés (en particulier la résistance à certaines maladies) ait globalement donné des résultats pour le moins mitigés, il faut bien reconnaître que ces techniques offrent de formidables possibilités

d'expérimentation. Il est maintenant évident que plusieurs techniques importantes (comme la transformation ou l'inactivation de gènes) peuvent maintenant être appliquées aux bananiers (James Dale, communication personnelle) et que le choix du ou des gènes est la principale contrainte. Autrement dit, la question est de savoir ce que l'on va insérer. Par ailleurs, alors que les techniques permettant la manipulation de gènes existent depuis un bon nombre d'années pour plusieurs plantes, la réussite de leur mise en œuvre sur le terrain a été entravée par notre méconnaissance des déterminants essentiels et des processus de transmission du stress ou de la maladie. Il est toutefois probable que l'on obtienne des gènes et des stratégies plus efficaces à partir du moment où l'on dispose des séquences des génomes.

Plantes modèles

Nous nous intéresserons ici à deux plantes modèles : *Arabidopsis* et le riz. *Arabidopsis* est une plante modèle très précieuse qui a servi dans diverses branches de la biologie végétale, notamment en pathologie et en physiologie du stress, et qui a fourni de nombreuses indications directement applicables aux plantes cultivées. *Arabidopsis* possède en outre des caractéristiques expérimentales essentielles : son génome est séquencé, les puces à ADN sont commercialisées et un grand nombre de mutants a été caractérisé. Par ailleurs, la génétique inverse restera un outil puissant pour étudier la fonction des gènes dans *Arabidopsis*.

Cependant, *Arabidopsis* est une dicotylédone et non une plante cultivée. En revanche, le riz est à la fois une monocotylédone (un lien plus étroit peut donc être établi avec le bananier)