



Université catholique de Louvain

Faculté d'Ingénierie biologique,
agronomique et environnementale

EARTH & LIFE INSTITUTE



ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS IN PERI-URBAN AREAS OF CAMEROON

LÉOPOLD SADOM MBOULA

Juillet 2014

Thèse présentée en vue de l'obtention du titre de docteur en sciences
agronomiques et ingénierie biologique

Composition du Jury

Promoteur:	Prof. Xavier Draye	UCL, Belgique
Co-promoteur:	Prof. Bruno Delvaux	UCL, Belgique
Président:	Prof. Bruno Henry de Frahan	UCL, Belgique
Membres:	Prof. Pierre Bertin	UCL, Belgique
	Prof. Sebastien Carpentier	KUL, Belgique
	Dr. Sophie Opfergelt	UCL, Belgique
	Dr. Kodjo Tomekpe	CIRAD, France



CREDITS

Ce projet de recherche n'aurait pas été possible sans le soutien financier de la Commission Universitaire pour le Développement (CUD), (www.cud.be) et de la Coopération pour le Développement (CD), (www.uclouvain.be). Une profonde reconnaissance à l'Université catholique de Louvain de m'avoir accueilli et soutenu durant ces années de recherche.

DEDICACE

À Ma feuè mère, Pauline Chantal Mongoué dont son âme restera ma principale source d'inspiration.

ACKNOWLEDGMENTS – REMERCIEMENTS

Cette thèse a été réalisée au sein de la faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale et de l'Institut de recherche Earth and Life Institute dans le pôle Agronomie, au sein de l'équipe Ecophysiology and Plant Genetics for Sustainable Agriculture de l'Université catholique de Louvain, Belgique. Ce fut avec réel plaisir que j'aie travaillé dans cette équipe appréciant particulièrement l'ambiance chaleureuse qui y règne ainsi que le dynamisme et la rigueur scientifique que les responsables du laboratoire ont su instaurer.

Je souhaiterais à travers ces quelques lignes témoigner mes sincères remerciements

À mon promoteur de thèse, **Professeur Xavier Draye**, à qui j'exprime toute ma gratitude infinie et ma reconnaissance indéniable. Ce projet de recherche n'aurait jamais aboutir sans votre forte implication. Vous vous êtes fortement investi dans le montage des protocoles de ce projet dès mes premiers séjours de formations doctorales à l'UCL malgré que vous étiez de loin impliqué dans le projet initial. Ta patience, ton sens critique, ta rigueur scientifique et ton omniprésence durant ces six années de thèse m'ont permis de croire à l'aboutissement de ce travail. Je reste convaincu que tu as été le promoteur idéal sans qui je ne saurais soumettre ce rapport. Merci d'avoir mis de la chaleur dans les relations de travail et de m'avoir poussé à aller aussi loin que possible. Un merci infini **Xavier !**

Professeur Pierre Bertin, pour les nombreuses discussions et échanges scientifiques réalisés particulièrement après ma défense préliminaire. Votre implication durant cette phase a ouvert d'autres horizons dans ce document.

Dr. Kodjo Tomekpe, co-promoteur du projet PIC-perdur, Senior Scientist / Banana & Plantain Varietal improvement Program BIO – AGAP au CIRAD. Sa passion pour la recherche et en particulier sur les hybrides de plantains nains au Cameroun a été pour moi une source de motivation depuis ma venue au CARBAP en 2000 dans le cadre de mon stage de Maîtrise. Je voudrais vous exprimer toute ma reconnaissance pour l'encadrement scientifique, vos nombreux conseils sur le plan professionnel, social, amical et l'intérêt que vous avez toujours su porté à mes travaux de recherche. Votre simplicité et amour pour la science resteront gravés en moi.

À mes Promoteurs: Prof. X. Draye (UCL) B. Delvaux (UCL) et Dr. K. Tomekpe (CIRAD), au président du jury: B. Henry de Frahan (UCL) et aux examinateurs: Prof. P. Bertin (UCL), S. Carpentier (KUL), Dr. S. Opfergelt (UCL), d'avoir accepté d'évaluer, critiquer et d'apporter de nouvelles orientations qui m'ont permis d'enrichir cette thèse. Vous verrez à travers ce document final, l'aboutissement d'un travail auquel vous avez fortement contribué.

Une chaleureuse reconnaissance à I. Vanacker (secrétaire de l'unité ECAV), pour son dynamisme et son réconfort pendant les moments où je planais dans le désarroi et la solitude. Elle a toujours été présente et trouver les solutions aux situations désespérées.

Le bon environnement de travail créé au sein du laboratoire ECAV entre les responsables, personnel associé, doctorants et mémorants a été une source de motivation depuis mon arrivée au sein de l'unité. Ici, je voudrais exprimer ma sympathie à Anne-Michelle, Guillaume, Pierre, Gauthier, Maxime, Adrien, Benjamin, René, Béata, Alek, Hanh, Igor, Jean-Elysée, Thaï, Nathalie, Aurélie, Dieudonné, Viviane et Thomas.

Je tiens particulièrement à remercier Pierre Van Thorre pour son appui précieux lors de la réalisation des expériences dans les serres.

Aux équipes de l'unité des sciences du sol (Anne et Claudine) et de l'unité eau et sols (Frédéric) pour leur forte implication lors de la réalisation des analyses de mes échantillons de sol. À F. Hauwen pour sa simplicité, sa disponibilité et son réconfort. Trouvez ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Mes collègues du projet PIC-perdur pour des années passées ensemble et particulièrement à Claudine pour avoir toujours été disponible en cas de besoin.

Aux responsables administratifs du CARBAP qui ont facilité l'aboutissement de ce travail.

J'exprime aussi toute ma gratitude à mes collègues chercheurs du CARBAP qui n'ont pas été que des collègues mais, un TOUT.

À tous les techniciens et ouvriers du Programme d'Amélioration Génétique du CARBAP qui ont été fortement impliqués dans la mise en place, le suivi, la collecte et la saisie des jeux de données dans les différents sites expérimentaux: M. Nguidjoï, S. Nandjoum, A. Pieppie, M. Djoubissié, B. Djithe, W. Nguefack, B. Nguidjoy, B. Kengne et M. Kadouna (paix à son

âme). Que le personnel du CARBAP et les temporaires du projet PIC-perdur qui m'ont assisté d'une façon ou d'une autre, trouvent ici le témoignage de ma gratitude !

Tous mes frères, sœurs et amis qui m'ont adressé leur soutien au cours de cette carrière de recherche dont je ne saurais lister les noms.

À toute ma belle-famille et en particulier à mes beaux-parents qui n'ont jamais cessé de m'encourager et me soutenir tout au long de ce travail.

Tous mes frères (**Pascal F. MB. Kamdem, Alphonse D. MB. Mbomlino**), sœur (**Marlise MB. Tchongouang**) pour leur amour, leur soutien moral, leurs encouragements et leurs conseils. Je tiens également à remercier leur épouse respective (Thérèse et Gaëlle) ainsi que mes neveux et nièces qui ont toujours su me reconforter tout au long de ce travail.

À mon Père, **Joseph Marie Mboula** qui m'a toujours prodigué conseils, courage, soutien et présence malgré l'éloignement en particulier durant ces derniers mois.

Enfin, aux personnes qui me sont très chères et affectueuses:

Ma très charmante épouse: **Edwige Laure Tchokonté**, je te suis profondément reconnaissant à travers tout le soutien sans fin, aux responsabilités que tu as endossées durant ces périodes d'absence. Tu as toujours été à mes côtés pendant les moments chaleureux et difficiles. Merci encore pour ta patience et ton attention.

Mes adorables filles: **Fabiola Karen Tchetou Sodom, Maéva Camille Sangui Sodom & Désirée Typhanie Mongoué Sodom**: Pour la patience que vous avez su garder durant mon absence. Que ce travail soit un exemple de guide pour votre avenir.

Léopold Sodom Mboula,
Louvain-la-Neuve,
Vendredi, 11 Juillet 2014

SHORT CONTENTS

Chap.	TITLE	Page
-	INTRODUCTION AND OBJECTIVES	1
1	CONTEXTE	11
2	CARACTÉRISATION PÉDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPÉRIMENTAUX	75
-	INTER –CHAPTER 2 - 3	115
3	EVALUATION OF THE AGRONOMIC POTENTIAL OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER BLACK SIGATOKA PRESSURE	117
-	INTER-CHAPTER 3 - 4	145
4	ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAINS UNDER DROUGHT AND LOW SOIL FERTILITY IN PERI-URBAN AREAS IN CAMEROON	147
-	INTERCHAPTER 4 -5	187
5	ROOT MORPHOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS	189
-	INTER-CHAPTER 5 - 6	213
6	A SIMPLE METHOD TO ESTIMATE ROOT TRAITS IN SOIL-GROWN PLANTAINS – APPLICATION TO THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN A SEGREGATING POPULATION OF DWARF PLANTAINS	215
-	DISCUSSION GENERALE, PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS	229
-	APPENDIX	251

ABSTRACT

Plantains (*Musa* spp., genome AAB) are one of the most important food crops in West and Central Africa. Progressive decline in plantains production over the years has been attributed to its susceptibility to black leaf streak disease (BLSD), drought and poor soil fertility. The general objective of this thesis is to evaluate new promising plantain hybrids recently developed by CARBAP, under the major constraints to plantain production in peri-urban areas of Cameroon.

Two new dwarf plantain hybrids (C292 and F568) and their grand-mother landrace (Red Yade) were grown for two crop cycles in three locations offering contrasting pedo-climatic scenarii of soil fertility, available soil water, climate and BLSD pressure. Indicators of BLSD, plant growth and phenology, climate and soil water potential were monitored throughout the study and were used to interpret yield components on the three sites. This field study was complemented with experiments in controlled conditions to evaluate root system architecture and to estimate heritability for major root traits.

A detailed characterisation of the pedo-climatic environments was carried out to establish the environmental constraints hinging on plantain growth in each site. Two sites were affected by BLSD which developed gradually in the hybrid C292, early in Red Yade and not in F568. The latter displayed a higher number of standing leaves and had an increased leaf longevity during the whole crop cycle, especially during the fruit filling phase, which was partly, but not only, attributed to its BLSD resistance. This led to increased fruit circumference and bunch weight in the three sites. C292 produced leaves of larger size, a considerably larger number of hands and fruits that should make it a highly productive hybrid in favorable environmental scenarii. Red Yade, the parental landrace, was the least yielding genotype.

The analysis in rhizotrons revealed a higher root:shoot ratio for F568 compared to the other genotypes. This result indicates that this genotype tended to allocate more assimilates belowground. At the level of root morphology, F568 also differed from the two other genotypes by favoring the branching of the primary root at the cost of a reduced growth of the primary root.

Broad-sense heritabilities for several root traits outreached 40%. Narrow-sense heritabilities (h^2) were null for most shoot traits and low for all root traits. Weak correlations between the initial leaf area and most traits suggested that a significant part of the variability was related to plant size.

These observations suggested that important ecophysiological traits segregated during the development of these new plantain hybrids and that the scope for breeding strategies targeting specific abiotic constraints is worth being considered.

TABLE OF CONTENTS

INTRODUCTION	3
OBJECTIVES	5
STRUCTURE OF THE THESIS.....	6
REFERENCES	8
 CHAPITRE 1	 13
CONTEXTE	13
1.1. Importance socio-économique des bananiers (<i>Musa spp.</i>)	13
1.1.1. Origine et diversification	15
1.1.2. Taxonomie et classification	15
1.2. Description botanique, morphologie et phénologie.....	16
1.3. Ecophysiologie du bananier	18
1.3.1. Les principales phases phénologiques	19
1.3.2. Installation de la culture.....	20
1.3.3. Formation des rejets	21
1.3.4. Formation des organes de capture	22
1.3.4.1. Système foliaire	22
1.3.4.2. Système racinaire	25
1.3.5. Transition florale et floraison.....	28
1.3.6. Formation des régimes.....	29
1.4. Notions de stress	30
1.4.1. Notions de résistance, tolérance et susceptibilité	30
1.4.2. Principales contraintes de production.....	32
1.4.2.1. Bio-agresseurs.....	32
1.4.3. Stress hydrique.....	37
1.4.3.1. Excès d'eau.....	37
1.4.3.2. Déficit hydrique	37
1.5. Diversité génétique et amélioration	40
1.5.1. Diversité génétique actuelle.....	40
1.5.2. Origine et objectifs de l'amélioration	43
1.5.3. Grands programmes de création variétale	44
1.5.4. Programme d'amélioration du plantain au CARBAP.....	46
1.6. Contexte pédologique du Cameroun.....	48
1.6.1. Quelques notions importantes	48

1.6.2. Caractéristiques principales des sols du Cameroun	50
1.6.3. La fertilité des sols, un élément clé de la production bananière	52
1.7. Quelques éléments de la problématique des sites péri-urbains	56
1.8. Stratégie scientifique de la thèse	57
REFERENCES	60

CHAPITRE 2.....75

CARACTERISATION PEDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPERIMENTAUX..75

RESUME 76

2.1. INTRODUCTION 79

2.2. MATERIEL ET METHODES.....81

2.2.1. Cadre environnemental.....81

2.2.2. Caractérisation pédologique.....84

2.2.2.1. Prélèvement et préparation des échantillons de sols 84

2.2.2.2. Analyses physiques 84

2.2.2.3. Analyses chimiques.....86

2.2.3. Mesure des variables atmosphériques 87

2.2.4. Analyses statistiques 88

2.3. RESULTATS ET DISCUSSIONS 89

2.3.1. Fertilité des sols 89

2.3.2. Variables climatiques 95

2.3.3. Variabilité de la disponibilité en eau 102

2.4. CONCLUSION 108

REMERCIEMENTS 109

REFERENCES 110

CHAPTER 3 117

EVALUATION OF THE AGRONOMIC POTENTIAL OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER BLACK SIGATOKA PRESSURE 117

ABSTRACT.....118

3.1. INTRODUCTION 119

3.2. MATERIALS AND METHODS.....120

3.2.1. Site description 120

3.2.2. Plant material 121

3.2.3. Experimental setup and management 121

3.2.4. Selection of follower sucker	123
3.2.5. Measurements.....	123
3.2.6. Statistical analysis.....	124
3.3. RESULTS AND DISCUSSION	127
3.3.1. Time course of Black Leaf Sigatoka Disease	127
3.3.2. Plant stature	128
3.3.3. Evolution of leaf area and leaf ratio	129
3.3.4. Leaf production and senescence	132
3.3.5. Phenology and yield components	135
3.4. CONCLUSION	139
ACKNOWLEDGEMENTS.....	140
REFERENCES	141
 CHAPTER 4	 147
ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER DROUGHT AND LOW SOIL FERTILITY IN PERI-URBAN AREAS IN CAMEROON.....	147
ABSTRACT.....	148
4.1. INTRODUCTION	149
4.2. MATERIALS AND METHODS.....	151
4.2.1. Description of experimental locations.....	151
4.2.2. Plant material and genotypes.....	153
4.2.3. Selecting of follower sucker	153
4.2.3. Soil and wheather measurements.....	154
4.2.4. Field trials protocol	155
4.2.5. Plant measurements	156
4.2.6. Statistical analysis.....	158
4.3. RESULTS AND DISCUSSION	160
4.3.1. Variance analysis	160
4.3.2. Phenology	162
4.3.3. Plant stature	164
4.3.4. Leaf dynamics.....	166
4.3.5. Leaf area	168
4.3.6. Resistance to BLSD.....	171
4.3.6. Yield components and phenology.....	172
4.3.7. Relations among yield components.....	174
4.3.8. Influence of available soil water on yield components.....	177

4.4. CONCLUSION	178
ACKNOWLEDGEMENTS.....	180
REFERENCES	181

CHAPTER 5 189

ROOT MORPHOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS.....189

ABSTRACT.....190

5.1. INTRODUCTION 191

5.2. MATERIALS AND METHODS.....192

5.2.1. Genetic material 192

5.2.2. Experimental procedure.....193

5.2.3. Shoot and root measurements 196

5.2.4. Statistical analysis.....197

5.3. RESULTS AND DISCUSSION 199

5.3.1. Shoot traits 199

5.3.2. Dry weight and root:shoot ratio 201

5.3.3. Root Characteristics 202

5.4. CONCLUSION 207

ACKNOWLEDGEMENTS.....208

CHAPTER 6 215

A SIMPLE METHOD TO ESTIMATE ROOT TRAITS IN SOIL-GROWN PLANTAINS – APPLICATION TO THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN A SEGREGATING POPULATION OF DWARF PLANTAINS.....215

ABSTRACT.....216

6.1. INTRODUCTION 217

6.2. MATERIALS AND METHODS.....218

6.2.1. Genetic material 218

6.2.2. Experimental system 218

6.2.3. Shoot and root measurements 219

6.2.4. Quantifying heritability 220

6.2.5. Statistical analysis.....221

6.3. RESULTS AND DISCUSSION 223

6.3.1. Genotypic variability and heritability 223

6.3.2. Correlation among traits.....224

6.4. CONCLUSION 225

ACKNOWLEDGEMENTS.....	225
REFERENCES	226
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	231
AVANCÉES.....	231
PRINCIPALES LACUNES	240
PERSPECTIVES.....	244
REFERENCES	246
CONCLUSIONS.....	249
APPENDIX	251
APPENDIX FOR CHAPTER - 4.....	253
Annexes 4.1	255
Annexes 4.2.....	256
Annexes 4.3.....	257
Annexes 4.4.....	259
APPENDIX FOR CHAPTER - 5.....	261
Annexes 5.1	263

LIST OF FIGURES

Figure 1.1. Représentation schématique d'un plant de bananier.....	17
Figure 1.2. Stades de développement des Cavendish (AAA _{cv}), cycle ≥ 2.....	20
Figure 1.3A. Stades de développements de la MRN du bananier.	36
Figure 1.3B. Symptômes de la maladie de la mosaïque en tirets du bananier.	36
Figure 1.4. Stratégies d'amélioration du bananier plantain au CARBAP.....	47
Figure. 1.5. Les grands ensembles pédologiques du Cameroun.....	52
Figure 1.6. Proportion des plantes sous l'influence des différents facteurs. ..	55
Figure 1.7. Analyses par lignes limites des poids de régimes.....	55
Figure 1.8. Stratégie scientifique de la thèse.	58
Figure 2.1. Localisation schématique des sites péri-urbains.....	83
Figure 2.2. Diagramme triangulaire des classes texturales des trois sols.	94
Figure 2.3A. ACP. Cercle de corrélation des trois sols.	95
Figure 2.3B. ACP. Position des parcelles par type de sol, plan (1, 2).....	95
Figure 2.4 (A à K). Evolution des données climatiques des trois sites.	102
Figure 2.5. Variation du potentiel hydrique des trois sols (Ψ_w , cbar)	106
Figure 2.6A: Courbe de rétention hydrique des sols.....	107
Figure 2.6B: Variation de la réserve utile en eau (RU, %) par parcelle (B1 à B5).....	107
Figure 2.7. ACP des traits climatiques et de la disponibilité en eau des sols.	107
Figure 3.1. Experimental design of plot.....	122
Figure 3.2. Typical symptoms of the BLSD developed during wet season. ..	125
Figure 3.3. Time courses of pseudostem height (A, cm) and girth (B, cm)... ..	129
Figure 3.4. Time courses of leaf area and leaf ratio characteristics per genotype.	131
Figure 3.5. Boxplot of evolution of leaf dynamic versus genotypes.....	134
Figure 3.6. Evolution of leaf dynamics during the crop cycle:.....	135
Figure 3.7. Boxplot of development phases versus genotypes.....	136
Figure 3.8. Boxplot of phenology versus genotypes.	137
Figure 3.9. Illustration of bunch morphology and yield components under BLSD.	139
Figure 4.1. Experimental design of plot.....	155
Figure 4.2. Boxplot of important phenological events in the three sites, two cycles and three genotypes.....	162
Figure 4.3. Correspondance between rainfall patterns and phenology in the three sites.	163
Figure 4.4. Monthly average evolution of pseudostem height (A) and girth (B).	165
Figure 4.5. Time course of leaf emission (A) and senescence (B)	167
Figure 4.6. (A) Time course of the number of standing leaves, (B) Individual leaf lifespan.....	168
Figure 4.7. (A) Individual leaf area. (B) Time course of whole plant leaf area (LAI).	170
Figure 4.8. Time course of leaf area duration (LAD).....	170

Figure 4.9. Index of resistance against BLSD.	172
Figure 4.10. Yield components.	174
Figure 4.11. Principal component analysis of yield components – component patterns.	176
Figure 4.12. Correlations between indicators of water deficit and selected yield components.	178
Figure 5.1. Diagram of the rhizotrons and daily tracing of roots.	195
Figure 5.2. Time course of shoot-related variables as a function of degree-days.	200
Figure 5.3. Genotypic values of plant parts dry weight (A) and of the root:shoot ratio in each position(B).	202
Figure 5.4 Genotypic values ($\pm$ SEM) of morphological root traits as a function of root order and genotype, at the end of experiment.	205
Figure 5.5. Relationships between spatial root distribution and cumulated daily leaf area.	206
Figure 6.1. Method used to compute growing angles for root impacts.	220
Figure 6.2. Illustration of the dependency of key traits (line means).	224

LIST OF TABLES

Tableau 1.1. Réponses des plantes à la sécheresse.	40
Tableau 1.2. Classification et répartition géographique des bananiers cultivés.	42
Tableau 1.3. Critères de bases définissant l'obtention de rendement des plantains.....	53
Tableau 1.4. Principales propriétés physico-chimiques des sols.	54
Tableau 2.1. Proportion moyenne de matière organique et granulométrie.....	93
Tableau 2.2.1. Complexe adsorbant des sols étudiés.....	93
Tableau 2.2.2. Acidité d'échange des sols étudiés.....	93
Tableau 2.3. Teneurs moyennes en éléments totaux et erreur standard	93
Tableau 2.4. Eléments totaux et réserve totale en bases.....	94
Tableau 2.5. Variations des proportions (minimum-maximum) de cations. ..	94
Tableau 2.6. Comparaison moyennes globales de potentiel hydrique des sols	105
Tableau 2.7. Effets principaux et d'interactions les traits hydrodynamiques	106
Tableau 2.8. Comparaison des moyennes des traits hydrodynamiques	106
Tableau 2.9. Forces et faiblesses des trois sites.....	109
Table 3.1. List of measured variables	126
Table 3.2. Impact of BLSD on the phenotypic traits during the vegetative phase	128
Table 3.3. Crop cycle duration in degree-days and in days.	137
Table 3.4. Yield components at harvest	139
Table 3.5. Yield expressed per unit of leaf area (kg/m ² .days)	139
Table 4.1. Site characteristics.	152
Table 4.2. Description and characteristics of the three genotypes evaluated	154
Table 4.3. Characterization of plant material at the beginning of each cycle.	154
Table 4.4. Number of plants for which data are unavailable	156
Table 4.5. Determination of stage f10 of genotypes per site and cycle.....	157
Table 4.6. Ecophysiological shoot traits.	159
Table 4.7. ANOVA for architecture and growth-related traits.....	160
Table 4.8. ANOVA for bunch components, yield and phenology.....	160
Table 5.1. Composition of the nutrient medium for the weaning phase.	196
Table 5.2. Monthly average weather data in the greenhouse.....	196
Table 5.3. Data recorded and computed during the experimentation.....	198
Table 5.4. Variance analysis (P-values) on shoot-related variables.....	200
Table 5.5. Correlation coefficients between shoot-related variables	201
Table 5.6: Variance analysis (P-value) for dry mass and shoot:root ratio	202
Table 5.7: Variance analysis (P-value) on root morphology	204
Table 6.1. Range of genotypic variation (line means).	223

INTRODUCTION AND OBJECTIVES

INTRODUCTION

Cultivated plantains and bananas (*Musa* spp.) are cornerstones of the diet of millions of smallholders in tropical countries (Lorenzen et al., 2010). These crops are mainly consumed in the form of fresh or cooked fruit or fried vegetable. They rank 4th after rice, wheat and maize among food crops in terms of gross production values (Doré and Varoquaux, 2006; Lassoudière, 2007). West and Central Africa are one of the major plantain-producing regions of the world. According to FAOSTAT (2014) in 2012, their production reaches 8.54 and 4.45 million tons respectively in these areas. They are predominantly distributed in the humid forest lowlands (Ekanayake et al., 1994), where they are grown on a variety of soil types and climates.

Plantains (*Musa* spp., AAB group) play an important role as a source of income and food in Cameroon (Temple et al., 1997). According to FAOSTAT (2014), the cultivated plantains area in Cameroon is 277.000 ha, for a yield of about 12.45 tons/ha. The country holds the second rank of plantain production in Africa (3.45 million tons), behind Ghana (3.55) and in front Nigeria (2.80). In Cameroon, bananas are more likely than plantains to be grown for export rather than local consumption.

Plantains and bananas (*Musa* spp.) are giant perennial herbs which belong to the genus *Musa* (Bakry et al., 2009). They have been domesticated in Indochina and South-East Asia (Simmonds, 1962) from two ancestor species, *Musa acuminata* (AA genome) and *Musa balbisiana* (BB genome). Most cultivated *Musa* plants are triploids and are grouped according to the genomic contribution of the two ancestor species: AAA (e.g. dessert banana), AAB (e.g. plantains) and ABB (e.g. cooking bananas).

Many biotic and abiotic stresses have significantly affected *Musa* cultivation. Among the biotic constraints, the air-borne fungal leaf spot (The black leaf streak disease, “BLSD”) caused by *Mycosphaerella fijiensis* is one of the major bio-aggressor for plantain and banana production worldwide (Ortiz, 1995). Leaves attacked by the pathogen show yellow spots, then turn brown and black before becoming necrotic and senescent (Swennen, 1990). This gradual loss of photosynthetic

tissues reduces the area of standing leaves that is essential for plant growth and fruit filling. BLSB is widespread in Central and West Africa where it reduces plantain yields by 33 to 50% (Mobambo *et al.*, 1993; Stover, 1983). Both taxonomic groups AAB (plantain) and most AAA (dessert banana) are largely susceptible to this disease. Fortunately, worldwide research and breeding efforts during the last 30 years have led to the production of resistant hybrids.

Breeding activities have less focused on the abiotic constraints such as drought, climatic hazards and low soil fertility that are becoming increasingly important (Ravi *et al.*, 2013). The lack of water is probably the most limiting abiotic factor in banana and plantain production. Turner (1995) reported that water deficits reduced productivity by 30-50% of the Cavendish sub-groups cvs 'Williams' and 'Robusta' (Trochoulis, 1973; Krishnan and Shanmugavelu, 1979; 1980; Robinson and Alberts, 1986; Srikul, 1991). Associated with other factors such as climatic hazards and low soil fertility, the loss of productivity can be even more important.

These factors act directly or indirectly on carbon fixation and plant growth. Many studies conducted in the AAA and AAB groups have highlighted the effect of water deficit combined with other soil and environmental factors on the different stages of growth and their involvement in the yield potential (Aubert, 1968; Baiyeri, 1996; Brun, 1961; Cayón, 2001; Cayón *et al.*, 1998; Ekanayake *et al.*, 1994, 1998; Ismail *et al.*, 2004; Lomas and Shashoua, 1970; Lu *et al.*, 2002; Robinson, 1987; Robinson and Sauco, 2010; Thomas and Turner, 2001; Thomas *et al.*, 1998; Turner, 1971, 1998; Turner and Lahav, 1983; Turner and Thomas, 1998; Turner *et al.*, 2007; Van Asten *et al.*, 2011). The resistance of bananas and plantains to abiotic factors therefore depends largely on their phenology and ecophysiological behavior.

Roots play important roles in environments prone to drought or subjected to other soil constraints. The depth of rooting and the quantity of roots in the successive soil layers determine the volume of soil explored and the strength of plant anchorage (Gregory, 2006). The intrinsically superficial root system of plantains (Draye *et al.*, 2003; Turner *et al.*, 2007) makes them particularly susceptible to lodging and

drought. In addition, several biotic and abiotic conditions (nematodes, mechanical impedance, suboptimal temperatures, anoxia, soil acidity) contribute to weaken the plantain root system further and increase the impact of abiotic constraints. Despite this, the improvement of root systems in plantains has largely been neglected (Blomme, 2000), a situation partly due to the lack of tools to study the root systems of such plants.

Breeding programs targeting abiotic stress tolerance will be particularly important in countries where such constraints are the most prevalent. In addition, any genetic progress against abiotic targets will be a lasting one. Conventional breeding approaches have been initiated in Cameroon by the Africa Research Centre on Bananas and Plantains (CARBAP) to introduce dwarfing genes into BLSD-resistant improved material. The aim of this breeding program is to produce robust and resistant dwarf plantain hybrids with shorter shoot and roots traits that could alleviate some constraints (Tomekpe and Sodom, 2011).

OBJECTIVES

The general objective of this thesis is to evaluate two promising dwarf plantain hybrids recently developed by CARBAP, under the most prevalent constraints to plantain production encountered in peri-urban areas of Cameroon (low soil fertility, drought and black leaf streak disease “BLSD”).

To achieve this objective, we have followed an ecophysiological approach organised around six research questions:

- 1- What are the differences between these new plantain hybrids and a traditional plantain when grown under BLSD pressure in optimal abiotic conditions?
- 2- Are there indications that the resistance of these plantain hybrids against BLSD results from their ecophysiological behavior?
- 3- Do these new plantain hybrids offer improved yield stability in the environmental conditions prevailing in peri-urban areas of Cameroon?
- 4- Is their agronomical performance consistent with their ecophysiological behavior in those conditions?

5- Do differences in root system growth or architecture contribute to the field performance of the new plantain hybrids?

6- Can obstacles to root phenotyping be overcome in the African context of plantain breeding?

This thesis is framed on a combination of field and control conditions trials. Three sites offering contrasting conditions representative of peri-urban sites have been selected and carefully characterized. A multi-site and multi-seasonal trial has then been conducted to assess in detail the ecophysiological behavior of the new hybrids compared to a traditional plantain. Rhizotron and pot experiments were then conducted at the seedling stage to capture genotypic differences in root architecture and estimate the heritability of growth and root traits.

STRUCTURE OF THE THESIS

The thesis is organized in five experimental chapters, preceded by a general review of the literature.

In the first chapter, we describe the different sites on the basis of physico-chemical and hydrodynamic soil analysis and of climate data collected during the last 20 years supplemented with those obtained during our trials. The aim of this chapter was to highlight the different scenarios offered by the three sites from a plant perspective.

Due to the inevitable presence of black leaf streak disease (BLSD) of banana in some experimental sites of this thesis, the second experimental chapter was dedicated to the characterization of resistance of the three genotypes used in the thesis against this disease. This trial was performed in a reference site in which the pedoclimatic conditions are favourable to the growth of plantain and where the disease is widespread.

In the third chapter, we assessed the ecophysiology of two new dwarf plantain hybrids and a traditional plantain landrace in three contrasting peri-urban sites and during two crop cycles. The objectives of this field trial were to evaluate the effects of water deficit and low soil

fertility on the growth and yield components of the dwarf plantain hybrids and determine their performance stability.

In the fourth chapter, we evaluated the growth of root and shoot traits of the same genetic material in controlled conditions in rhizotrons. The objectives of this study were to assess major root traits, to determine the relationships between shoot and root growth and to discuss the role of these characteristics in the field performance of the three genotypes.

Based on the results of the preceding chapters, we designed a low-cost rhizotron-in-pot system to phenotype several root architectural parameters of plantains at an early stage. As a proof-of-concept, this system was used to estimate the heritability and the potential for further improvement of root traits of a larger collection of breeding lines from CARBAP in semi-controlled conditions. This study is reported in the fifth chapter of the thesis.

The experimental part is followed by a general discussion and the presentation of a few perspectives.

Owing to the presentation of some chapters of this thesis in a publication format, a number of repetitions could not be avoided in this work.

REFERENCES

- Aubert, B. (1968). Étude préliminaire des phénomènes de transpiration chez le bananier: Application à la détermination des besoins en irrigation dans les bananiers d'Équateur. *Fruits* 23, 483–494.
- Baiyeri, K.P. (1996). Water Stress Effects on Plantain (MUSA sp. AAB) Suckers Grown Under Varying Nitrogen and Watering Regimes. *African Crop Sci. J.* 4, 159–166.
- Bakry, F., Carreel, F., Jenny, C., and Horry, J.-P. (2009). Genetic Improvement of Banana. In *Breeding Plantation Tree Crops*, S. Mohan Jain, and P.M. Priyadarshan, eds. pp. 3–50.
- Blomme, G. (2000). The interdependance of root and shoot development in banana (Musa spp.) under field condtions and the influence of different biophysical factors on this relationship. *Katholieke Universiteit Leuven* 183 p.
- Brun, W.A. (1961). Photosynthesis & transpiration from upper & lower surfaces of intact banana leaves. *Plant Physiol.* 36, 399–405.
- Cayón S. G. (2001). The evolution of photosynthesis, transpiration and chlorophyll during the development of leaves of plantain (Musa AAB Simmonds). *InfoMusa* 10, 12–15.
- Cayón, M.,G., El-Sharkawy, M. A. and Mejia de Tafur, S. (1998). Physiological responses to water stress in the Dominico-Harton plantain clone (MusaAAB Simmonds). *InfoMusa* 7, 12–14.
- Doré, C., Varoquaux, F. (2006). *Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées (Versailles)* 812 p. p.
- Draye, X., Lecompte, F., and Pagès, L. (2003). Distribution of banana roots in time and space: new tools for an old science. In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management*. Proceedings of an International Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003, F.E. Turner, D.W. and Rosales, ed. pp. 58–74.
- Ekanayake, I. J., Ortiz, R., and Vuylsteke, D.R. (1994). Influence of leaf age, soil moisture, VPD and time of day on leaf conductance of various Musa genotypes in a humid forest-moist savanna transition site. *Ann. Bot.* 74, 173–178.
- Ekanayake, I.J., Ortiz, R., and Vuylsteke, D.R. (1998). Leaf stomatal conductance and stomatal morphology of Musa germplasm. *Euphytica* 99, 221–229.
- FAOSTAT (2014). [http://faostat3.fao.org/faostatgateway/go/to/download/Q/*/E, co](http://faostat3.fao.org/faostatgateway/go/to/download/Q/*/E,co); consulted on 13 march, 2014.
- Gollan, T., Turner, N.C., and Schulze, E.-D. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia* 65, 356–362.
- Gregory, P. J. (2006). *Plant Roots: Growth, Activity and Interactions with Soils* (Blackwell Publishing Ltd) 328 p.
- Ismail, M.R., Yusoff, M.K., and Mahmood, M. (2004). Growth, Water Relations, Stomatal Conductance and Proline Concentration in Water Stressed Banana (Musa spp.) Plants. *Asian J. Plant Sci.* 3, 709–713.

- Krishnan, B.M., and Shanmugavelu, K.G. (1979). Studies on water requirements of banana cv. Robusta. Effect on morphological characters, crop duration, yield and quality of fruits. *Mysore J. Agric. Sci.* 13, 433–441.
- Krishnan, B.M., and Shanmugavelu, K.G. (1980). Studies on water requirements of banana cv. “Robusta”. III. Leaf nutrient concentration and total uptake of nutrients. *Mysore J. Agric. Sci.* 14, 215–223.
- Lassoudière, A. (2007). *Le bananier et sa culture* (Paris, France) 383 p.
- Lomas, J., and Shashoua, Y. (1970). The effect of low temperatures on banana yields. *Int. J. Biometeorol.* 14, 155–165.
- Lorenzen, J., Tenkouano, A., Bandyopadhyay, R., B., V., Coyne, D., A., and Tripathi, L. (2010). Overview of Banana and Plantain (*Musa* spp.) Improvement in Africa: Past and Future. *Acta Hort.* 879, 595–603.
- Lu, P., Woo, K.-C., and Liu, Z.-T. (2002). Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *J. Exp. Bot.* 53, 1771–1779.
- Mobambo, K.N., Gauhl, F., Vuylsteke, D., Ortiz, R., Pasberg-Gauhl, C., and Swennen, R. (1993). Yield loss in plantain from black sigatoka leaf spot and field performance of resistant hybrids. *F. Crop. Res.* 35, 35–42.
- Ortiz, R. (1995). *Musa* genetics. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 84–109.
- Ravi, I., Uma, S., Vaganan, M.M., and Mustaffa, M.M. (2013). Phenotyping bananas for drought resistance. *Front. Physiol.* 4, 1–15.
- Robinson, J.C. (1987). Root growth characteristics in banana. *ITSC Inf. Bull.* 183, 7–9.
- Robinson, J.C., and Alberts, A.J. (1986). Growth and yield responses of banana (cultivar “Williams”) to drip irrigation under drought and normal rainfall conditions in the subtropics. *Sci. Hortic. (Amsterdam).* 30, 187–202.
- Robinson, J.C., and Galán Saúco, V. (2010). *Bananas and Plantains* (CAB International, Wallingford, UK) 311 p.
- Simmonds, N.W. (1962). *The Evolution of the Bananas* 170 p. p.
- Srikul, S. (1991). *The Impact of Nitrogen and Soil Water Potential on Fruit Growth, Postharvest Greenlife and Rate of Maturity of Bananas*. University of Western Australia 348 p.
- Stover, R.H. (1983). Effet du cercospora noir sur les plantains en Amérique centrale. *Fruits* 38, 326–329.
- Swennen, R. (1990). *Plantain Cultivation Under West Africa Conditions: A Reference Manual* (Ibadan, Nigeria: IITA) 24 p.
- Temple, L., Bikoï, A., and Chataigner, J. (1997). La consommation de banane plantain au Cameroun. *Cah. La Rech. Développement* 44, 73–85.
- Thomas, D.S., and Turner, D.W. (2001). Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. *Sci. Hortic. (Amsterdam).* 90, 93–108.
- Thomas, D.S., Turner, D.W., and Eamus, D. (1998). Independent effects of the environment on the leaf gas exchange of three banana (*Musa* sp.) cultivars of different genomic constitution. *Sci. Hortic. (Amsterdam).* 75, 41–57.

- Tomekpe, K., and Sodom, L. (2011). Development of Dwarf Plantain Hybrids with Resistance to Black Leaf Streak and High Yield: Lessons Learnt and outlooks [Abstract]. In ISHS/ProMusa Symposium Bananas and Plantains: Toward Sustainable Global Production and Improved Uses: Bahia Othon Palace Hotel, Salvador, Bahia, Brazil, pp. 10–14.
- Trochoulis, T. (1973). The yield response of bananas to supplementary watering. *Aust. Exp. Agric. Anim. Husb.* 13, 470–472.
- Turner, D.W. (1971). The effects of climate on the rate of banana leaf production. *Trop. Agric. (Trinidad)* 48, 283–287.
- Turner, D.W. (1998). Ecophysiology of bananas: The generation and functioning of the leaf canopy. *Acta Hort.* 490, 211–222.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1983). The Growth of Banana Plants in Relation to Temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 43–53.
- Turner, D.W., and Thomas, D.S. (1998). Measurements of plant and soil water status and their association with leaf gas exchange in banana (*Musa* spp.): a laticiferous plant. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 77, 177–193.
- Turner, D. W. (1995). The response of the plant to the environment. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Chapman & Hall), pp. 207–229.
- Van-Asten, P.J.A., Fermont, A.M., and Taulya, G. (2011). Drought is a major yield loss factor for rainfed East African highland banana. *Agric. Water Manag.* 98, 541–552.

CONTEXTE

CHAPITRE 1

1.1. Importance socio-économique des bananiers (*Musa spp.*)

Les bananiers (bananes, plantains et bananes à cuire), cultivés dans l'ensemble des régions tropicales, jouent un rôle essentiel dans l'économie de nombreux pays en développement (Ravi et al., 2013). Leur culture couvre une superficie de près de 10 millions d'hectares et occupe la quatrième place mondiale en terme de production agricole après le riz, le blé et le maïs (Doré and Varoquaux, 2006; Lassoudière, 2007). Les plantains (*Musa spp.*, groupe AAB) sont considérés comme un important aliment de base en Afrique centrale et occidentale avec une production estimée à 8 millions de tonnes (Lescot, 2007).

On distingue deux grandes filières de production (Hallman, 1995). La filière des bananes dessert ou bananes douces (culture pure) est dominée par le sous-groupe Cavendish (AAA). Presque toutes les bananes commercialisables dans le monde appartiennent à ce sous-groupe, qui représente à lui seul plus de la moitié de la production globale de bananes. Environ 21% de la production de bananes comptabilisée mondialement est vendue sur les marchés internationaux, mais cette estimation est probablement trop élevée, étant donné le manque de données sur la production non commercialisée (Agritrade, 2013).

La seconde filière est celle des plantains (groupe AAB), majoritairement produits en Afrique occidentale et centrale (AOC). En termes de statistique de production au monde en 2012 (FAOSTAT, 2014), l'AOC est classée parmi les grands producteurs de plantains au monde (13,00 millions de tonnes). Après le Ghana, le Cameroun apparaît comme le deuxième plus grand producteur de plantains de la zone AOC devant le Nigeria et la Côte d'Ivoire. Le pays totalise près de 3,45 millions de

tonnes de plantains produits en 2012. Toutefois, le rendement moyen des variétés locales de plantains en AOC est généralement faible (4 à 10 t/ha/an en fonction de la densité de la plantation) (Tomekpe et al., 2011).

La production de plantains est en majeure partie destinée à l'autoconsommation ou à la vente locale, jouant par là un rôle crucial dans la sécurité alimentaire. Les plantains procurent également une source significative de revenu et génèrent des emplois dans la plupart des pays producteurs (Heslop-Harrison and Schwarzacher, 2007). Les apports en énergie sont considérables et sont estimés à approximativement 80-120 kcal/100g (banane dessert) et 100-135 kcal/100g (plantains) (Chandler, 1995). Les glucides des plantains sont constitués essentiellement d'amidon, d'où la nécessité de la cuire avant consommation. Les fruits des plantains renferment 66% d'eau (Stover and Simmonds, 1987). Ils sont riches en vitamines (A, B, C) et leur forte teneur en hydrates de carbone, 27 et 31g/100g (bananes et plantains respectivement) associée à leur pauvreté en lipide 0,3 et 0,2/100g (bananes et plantains dans le même ordre) en font des aliments diététiques. Leur importance dans l'alimentation réside également dans le fait qu'ils constituent une source de minéraux tels que le calcium, le phosphore, le potassium, le magnésium et le fer.

Les fruits de plantains peuvent être consommés sous diverses formes (fruits frais, légumes cuits). Ils peuvent subir plusieurs transformations: chips, frites, beignets, confitures, purées. Selon certaines cultures, certaines parties de la plante sont utilisées à des fins diverses: les feuilles servent à fabriquer le plus souvent des toitures lorsqu'elles sont séchées, comme couvertures de contour des latrines, comme lit ou natte, comme porte objet sur la tête. À partir du pseudo-tronc, on tire les fibres textiles et des flotteurs. Certains cultivars de plantains sont enfin reconnus pour leurs qualités médicinales. L'utilisation des bananes d'Afrique de l'Est est particulièrement importante pour la production d'alcool, vin et bière (Bakry et al., 1997).

1.1.1. Origine et diversification

La culture du bananier (*Musa* spp) est certainement très ancienne (Champion, 1967). Les bananiers étaient au départ séminifères (à graine) et sauvages (non cultivés). Ils sont originaires de l'Asie du sud-est, particulièrement de la région située entre l'Inde et les îles du Pacifique (Simmonds, 1962; Champion, 1963; Lassois et *al.*, 2009). Le centre de diversification semble être la Malaisie ou l'Indonésie. Par l'intermédiaire des migrations indo-malaises, certains groupes de bananiers sont arrivés en Afrique (Van den houwe et *al.*, 1998). Les plantains (groupe AAB), présents dans toute la zone forestière de l'Afrique (Champion, 1967), seraient d'introduction très ancienne sur ce continent. De l'Afrique, les bananiers (*Musa* spp.) ont été amenés en Amérique latine par les Espagnols et les Portugais. Ainsi, depuis des millénaires, les déplacements et les échanges de matériel végétal ont introduit le bananier dans les situations écologiques très variées sur la majorité des continents (Lassoudière, 2007). L'évolution des espèces sauvages vers les bananiers cultivés a pu se faire par l'acquisition de la parthénocarpie (caractère issu de l'espèce *acuminata*) et de l'accumulation de facteurs de stérilité, selon le modèle proposé par Simmonds et Shepherd (1955).

1.1.2. Taxonomie et classification

Les bananiers (*Musa* spp) sont des monocotylédones appartenant à la section *Eumusa* du genre *Musa*, de la famille des *Musacées* et de l'ordre des *Zingibérales* (Goldberg, 1989; Pillay et *al.*, 2007). La famille des *Musaceae* comporte trois genres asiatiques et africains: *Musella*, *Ensete* et *Musa* (Champion, 1967; Pillay et *al.*, 2007; Perrier et *al.*, 2011). Le genre *Musa* présente un fort polymorphisme et se caractérise par des inflorescences avec des bractées insérées séparément des fleurs. Il s'agit très certainement d'une forme évoluée d'*Ensete*. Les espèces *Musa acuminata* et *Musa balbisiana* sont les plus représentatives et importantes de la section *Eumusa*.

L'espèce *M. acuminata* compte plusieurs sous-espèces: *banksii*, *errans*, *burmanicoïdes*, *burmanica*, *malaccensis*, *microcarpa*, *truncata*, *siamea* et *zebrina* (Champion, 1963; Carreel, 1994; Lassoudière, 2007). Les

plantes de cette espèce sont grêles. Leur hauteur excède rarement 4 m. Elles poussent en touffes épaisses et produisent des petits fruits remplis de graines viables. L'espèce *M. balbisiana* possède une diversité moindre que *M. acuminata*. Ses clones sont parmi les plus grands du genre *Musa*. Son pseudo-tronc peut facilement atteindre 6 m de hauteur. Elle se caractérise par un fort pouvoir rejetonnant, la robustesse de son pseudo-tronc, sa vigueur, un bon ancrage dans le sol ainsi qu'une résistance élevée aux contraintes biotiques et abiotiques.

1.2. Description botanique, morphologie et phénologie

Les bananiers (*Musa* spp.) sont les plus grandes plantes herbacées pérennes sans tige végétative aérienne (Champion, 1963; Lassoudière, 2007). La tige souterraine, appelée corne, souche, rhizome, bulbe ou rhizocorne, produit des ramifications latérales (rejets) selon une architecture sympodiale qui assure la pérennité de la plante. Le bulbe, terme généralement utilisé, est également le lieu de formation des racines adventives, des feuilles et de la vraie tige, porteuse d'une inflorescence terminale.

La partie aérienne, appelée stipe, pseudo-tige ou pseudo-tronc (terme généralement utilisé), est formée par l'enchâssement des gaines foliaires en position hélicoïdale. Chez la plupart des variétés, un pseudo-tronc peut produire en moyenne 30 à 40 feuilles suivant les conditions environnementales (Roux et al., 2008). Les bananiers cultivés font 1,5 m à 3 m de hauteur (Figure.1.1) alors que certains bananiers sauvages peuvent atteindre 15 m (Carreel, 1994). Les feuilles du bananier sont érigées verticalement pour les plus jeunes et en arche pour les plus âgées. Elles atteignent jusqu'à 3 m de longueur et 1 m de largeur en fonction de la variété, des conditions pédoclimatiques et de l'itinéraire technique (ensemble des combinaisons logiques et ordonnées des différentes techniques appliquées en vue d'atteindre un objectif de rendement.

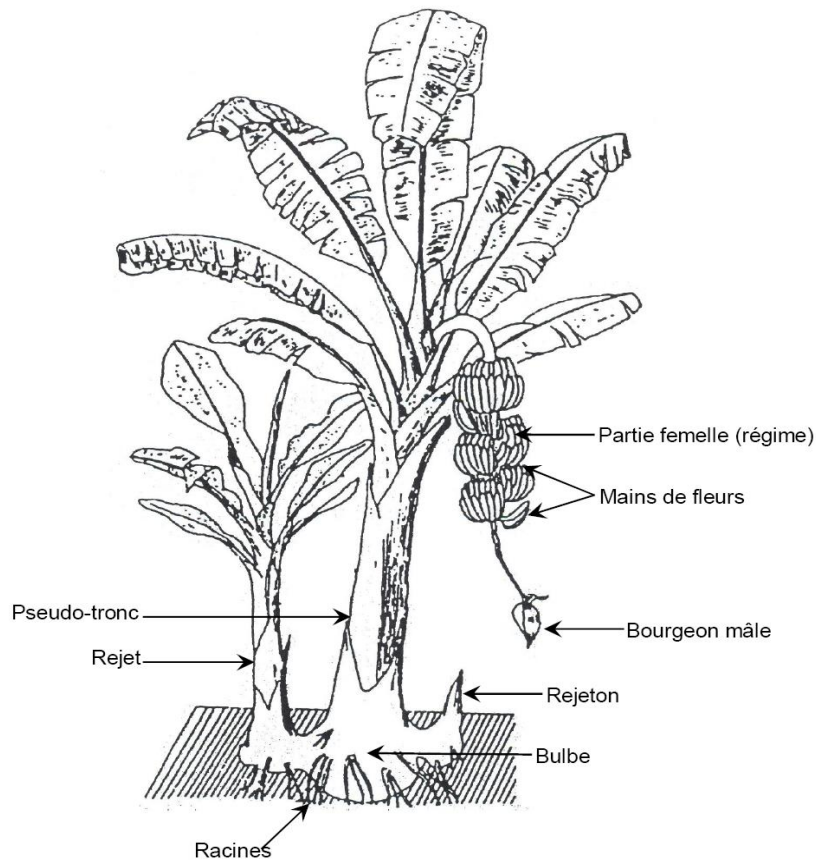


Figure 1.1. Représentation schématique d'un plant de bananier.
Illustration de la fructification et de la présence des rejets (Champion, 1963)

À la floraison, la tige vraie initie son élongation depuis le rhizome. Elle s'allonge au cœur du pseudo-tronc jusqu'à émerger au sommet de la couronne foliaire. Le bourgeon floral, formé par l'imbrication hélicoïdale de spathe ou bractées à l'aisselle desquelles se développent des rangées simples ou doubles de fleurs, se développe à l'apex de la vraie tige. Les premières rangées de fleurs formées, appelées «mains», formeront le régime de fruits, à la suite du remplissage des ovaires des fleurs femelles. Les fleurs femelles peuvent être suivies de quelques mains de fleurs neutres (hermaphrodites). L'inflorescence se termine par un bourgeon mâle très souvent appelé popote. Dans certains cas, la croissance du bourgeon mâle est indéfinie et peut continuer jusqu'à la récolte des fruits.

Les espèces sauvages réalisent leur reproduction par voie sexuée. Dans ce cas, l'ovaire des fleurs femelles ne se développe que s'il y a eu fécondation et formation de graines et le fruit se développe proportionnellement à la quantité de graines qu'il contient. Par

opposition, la quasi-totalité des bananiers cultivés sont stériles et parthénocarpiques. Cette capacité de l'ovaire à se développer combinée à la stérilité de la plante, mène à la formation de fruits comestibles a été retenue durant la domestication (Dessaw, 1988; Bakry et *al.*, 1997). Toutefois, une production de graines est possible chez la majorité des bananiers cultivés lorsqu'ils sont pollinisés. Cette fertilité résiduelle est essentielle pour les stratégies conventionnelles d'amélioration génétique.

Comme la plupart des monocotylédones, le bananier (*Musa* spp.) développe un système racinaire de type adventif, souvent qualifié de fasciculé. Les axes racinaires adventifs, que l'on qualifie d'axes primaires, sont produits sur le rhizome et émettent des racines latérales suivant un processus itératif de ramification (Price, 1995), allant jusqu'à la production de racines quaternaires. La topologie générale du système racinaire de *Musa* ressemble ainsi à une configuration *herringbone* («squelette de hareng») répétée, chaque axe racinaire (primaire ou latéral) produisant des racines latérales suivant le même modèle (Draye, 2002; Draye et *al.*, 2003). L'exploration du sol par le système racinaire des *Musa* est donc basée essentiellement sur l'émission et l'extension des racines adventives qui sont les principaux déterminants de la distribution des racines d'ordre supérieur (Draye, 2002). Plusieurs études ont montré que près de 90% des racines s'étendent à plus d'un mètre du pied de la plante, avec environ 70% de la masse totale des racines qui sont situées dans les 20 à 50 cm supérieurs du sol (Fawcett, 1921; Godefroy, 1969; Champion and Sioussaram, 1970; Lassoudière, 1978; Gousseland, 1983; Robinson, 1985; Godefroy et *al.*, 1992; Araya et *al.*, 1998; Araya and Blanco, 2001; Mukasa et *al.*, 2005; Lecompte et *al.*, 2005). A côté de ces axes horizontaux, on retrouve en nombre moins important des axes verticaux, parfois obliques (Fawcett, 1921; Hartman et *al.*, 1928). Le comportement gravitropique pourrait être lié au diamètre de la racine et à son angle d'émergence (Acquarone, 1930; Summerville, 1939).

1.3. Ecophysiologie du bananier

L'écophysiologie se définit comme une approche quantitative de la physiologie de la plante dans son environnement et à l'échelle de son

cycle de vie. Ce concept intègre à la fois l'étude descriptive des réponses des végétaux aux conditions ambiantes et l'analyse causale des mécanismes physiologiques écologiquement dépendants, à tout stade du cycle végétatif de la plante (Leclerc, 1999).

1.3.1. Les principales phases phénologiques

Une stratégie globale de développement du bananier (*Musa* spp.) conduit avec un rejet successeur dans plusieurs pays dont le Cameroun est présentée à la figure 1.2 (Kwa, 1993; Lassoudière, 2007, 2012).

La phase végétative comprend trois stades: (1) le stade de jeunesse où l'œilleton produit des feuilles étroites. A ce niveau, le rejet est sous la dépendance du pied-mère ayant formé l'inflorescence; (2) l'initiation florale marque la fin de ce stade autonome. Vu de l'extérieur, cela correspond à l'émission de la 12^e ou 13^e feuille après la F10. Dès lors, il reste en moyenne 12 autres feuilles à sortir du pseudo-tronc; (3) le stade végétatif apparent correspond à la sortie des feuilles, qui se poursuit jusqu'à l'apparition de l'inflorescence au centre du bouquet foliaire, alors que le méristème apical est en phase reproductive.

Deux stades caractérisent la phase reproductive: (1) le stade d'initiation et de différenciation commence à la transformation du méristème terminal végétatif en apex floral et s'achève au commencement de l'allongement rapide de la hampe florale dans le pseudo-tronc; (2) le stade de croissance générale de l'inflorescence débute dès la montée de l'inflorescence au centre du cylindre central et se termine à la récolte ou à la coupe du bourgeon terminal.

Enfin, la division de la phase de développement des fruits en quatre étapes jusqu'à la récolte du régime: (1) un stade caractérisée par une faible croissance prend fin au début de l'allongement de la hampe florale; (2) le stade suivant correspond aux divisions cellulaires engendré dix jours plutôt avant la floraison pour s'achever au redressement des fruits, environ trois semaines après celui-ci; (3) l'étape de remplissage des cellules par accumulation d'amidon s'observe par un allongement et un grossissement des doigts. Il prend fin au environ de 80 jours après la floraison, c'est à-dire à la veille de la récolte; il est

suivi en dernier lieu (4) par la maturation, qui débute vraisemblablement avec l'accélération de la croissance en grade et/ou circonférence des fruits.

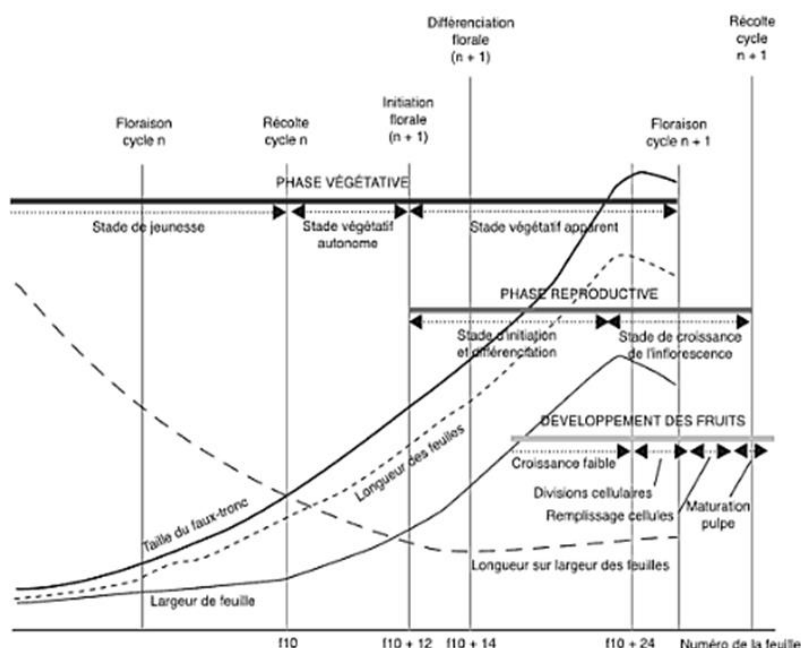


Figure 1.2. Stades de développement des Cavendish (AAA_{cv}), cycle ≥ 2.

f10: 1^{ère} feuille dont le limbe fait plus de 10 cm de large (passage de la phase autonome de la plante). F10 + 12 feuilles après la f10: transition florale, différenciation florale = f10 + 14, apparition de l'inflorescence au centre du bouquet foliaire (stade fleur pointante) = f10 + 24. Adapté de Lassoudière (2012).

1.3.2. Installation de la culture

Chez le bananier (*Musa* spp.), le choix de matériel de plantation nécessaire pour la conduite de l'expérimentation est une opération très délicate quel que soit le type de matériel (rejet traditionnel, vitroplants, vivoplants). En plantation, l'arrachage du rejet, préférentiellement des rejets baïonnettes (grands rejets de 50 à 150 cm de hauteur, à feuilles de type lancéolées) doit se faire avec beaucoup de précautions afin de conserver un grand diamètre du bulbe, ils doivent être coniques et bien conformés (Blomme et al., 2008; Lassoudière, 2007, 2012; Speijer and De Waele, 1997). Compte tenu des problèmes sanitaires, ce matériel de départ exige un prélèvement dans les parcelles de premier ou second cycle. Il doit être de forme conique avec une base bien renflée; portant de préférence des grandes feuilles lancéolées. De nos jours, plusieurs techniques de multiplications (prolifération *in vitro* et techniques horticoles de prolifération *in vivo*) permettent de produire des quantités

importantes de matériel de plantations sain. Généralement, cette qualité de matériel végétal est directement utilisée pour conduire le premier cycle.

1.3.3. Formation des rejets

Au cours de la phase végétative du premier cycle, des rejets fils sont régulièrement émis, qui peuvent constituer des concurrents du pied-mère. Ce dernier assure un contrôle plus ou moins strict et long sur ces rejets par une action hormonale sur le développement (Lassoudière, 2007). L'entretien de plusieurs rejets jusqu'à un stade avancé conduit généralement à une compétition pour l'alimentation et surtout un certain blocage du développement des uns et des autres. La concurrence est généralement accélérée à partir du deuxième cycle. Quel que soit le mode de conduite (pied unique ou à plusieurs porteurs), la suppression très précoce d'une quantité de rejets est nécessaire pour améliorer les performances de croissance et de développement du rejet qui sera le successeur. L'élimination des rejets concurrents se fait (1) soit par œilletonnage de choix (variétés à fort pouvoir rejetonnant et à croissance rapide des rejets); (2) soit par œilletonnage d'entretien. S'agissant du premier cas, le choix de rejet (s) successeur (s) est opéré dès la floraison du premier cycle. Les rejets retenus pour les cycles suivants doivent être vigoureux et bien placés sur la ligne de plantation ou dans la touffe. L'œilletonnage d'entretien consiste à supprimer toutes les repousses au niveau du méristème apical des rejets ayant déjà subi un premier œilletonnage à l'aide d'une fourche appropriée. Cette opération permet ainsi de maintenir la densité de la plantation et de réduire la concurrence. Les plants de bananier au premier cycle sont généralement moins développés que ceux des cycles suivants. Cette différence pourrait être due à la particularité de la croissance du bananier dont la formation de la touffe est prioritaire sur la production des composantes du rendement (Lassoudière, 2012). Au-delà du cycle 1, la touffe est en équilibre et répond aux conditions du milieu (plus elles sont favorables, plus les fruits obtenus seront grands). Lassoudière (2007) note que la conformation du régime produit par le rejet successeur est étroitement liée à la croissance et au développement de celui-ci pendant le remplissage des fruits du porteur.

1.3.4. Formation des organes de capture

1.3.4.1. Système foliaire

Dans des conditions normales, le pied du bananier (*Musa* spp.) produit entre 4 et 5 feuilles par mois (Turner, 1971). Un bananier du premier cycle produit de l'ordre de 42 feuilles avant l'induction florale, contre 27 feuilles au second cycle. Ces nombres sont assez caractéristiques de la variété. Le taux de production des nouvelles feuilles peut donc être utilisé comme une mesure de la progression vers la maturité (Turner and Lahav, 1985; Turner, 1998; 2003). La surface des feuilles individuelles du bananier peut atteindre 2 m². Les nouvelles feuilles sont généralement plus grandes/larges que les précédentes jusqu'aux deux dernières feuilles émergentes avant l'induction florale qui sont de taille réduite.

L'action de la température sur le développement des feuilles a été démontrée par de nombreuses recherches (Ganry, 1973, 1980; Turner and Lahav, 1983). La production foliaire est maximale entre 31 et 32°C et est fortement affectée par des faibles températures comprises entre 9 et 10°C (Turner and Lahav, 1983; Turner and Lahav, 1985; 2003). Il en résulte que le taux d'apparition des feuilles affiche une évolution saisonnière marquée, le taux de production étant plus élevé en été et très faible en hiver. Conséquence de la réduction de l'émission en hiver, un nombre significatif de feuilles sénescentes est observé avant et durant la période d'hiver. L'accumulation de la biomasse est favorisée en moyenne à 21 °C (Turner, 1994).

La production foliaire est également fortement affectée par le déficit hydrique, dont elle est l'indicateur le plus sensible (Hoffmann and Turner, 1993; Kallarackal et al., 1990; Turner, 1998). Si le déficit hydrique se développe rapidement, l'émergence peut s'arrêter dans les 2 à 10 jours. S'il s'installe progressivement, l'émergence s'arrête plutôt vers 23 jours. Les travaux d'Hoffmann et Turner (1993) ont montré qu'une réduction du potentiel hydrique du sol de 21 kPa réduit de moitié le taux d'émergence foliaire.

La surface foliaire est un déterminant important de la photosynthèse et de la transpiration. Le plus souvent, elle est exprimée en indice de surface foliaire (Leaf Area Index, LAI) qui représente le rapport de la superficie du feuillage photosynthétique à la surface du sol occupée par la culture. Le LAI varie selon l'emplacement, la densité de la plantation et un certain nombre de facteurs, y compris la saison (Turner et al., 2007). Les valeurs de LAI des écosystèmes agricoles productifs sont typiquement situées entre 3 et 5 (Hopkins, 2003). Celui du bananier varie de 2 à 5 (Turner et al., 2007).

La température accroît la vitesse de sénescence (Turner and Lahav, 1983). A l'opposé, des faibles températures réduisent la croissance foliaire (Lomas and Shashoua, 1970). Le temps de froid enregistré peut ainsi avoir des conséquences sévères sur le rendement suivant. Les hautes températures produisent des plants à feuilles lancéolées avec relativement près de 50% de matière sèche (MS) dans les feuilles et approximativement 10% dans les racines. Les températures de 33/26° et 25/18°C semblent optimales pour la croissance des feuilles (Turner and Lahav, 1983). Les mêmes auteurs soutiennent que le nombre de nouvelles feuilles produites par la variété du sous-groupe Cavendish (Williams, AAA) augmente linéairement en fonction du temps avec des températures minimales de 17/10°C et des maximums de 37/36°C. Ils ont également relevés les mêmes tendances sur la production cumulée de la surface foliaire dans le temps avec un optimum situé à 33/26°C, le minimum à 17/10°C et le maximum à 37/30°C. Ils concluent que les plants à 33/26°C semblaient être les plus grands. Ainsi, la température influence en premier lieu le taux de développement des plants en augmentant le phyllochone (temps séparant la sortie de deux feuilles successives) (Ganry, 1980).

De faibles humidités relatives (déficit de pression de vapeur important) peuvent causer un important degrés de stress hydrique chez les plants se développant à des températures de 37/30°C (Turner and Lahav, 1983). Ces auteurs ont montré que la diminution de la croissance observée à 37/33° C était peu susceptible d'être indûment influencée par le stress hydrique. Turner (1995) avait par ailleurs récemment démontré que la production du nombre de feuilles par cycle reflète l'impact du déficit hydrique sur l'initiation de la floraison. Il avait

également souligné qu'un retard ou une avancée dans l'initiation de la floraison chez le bananier est possible. Ainsi, pour quantifier l'impact du déficit hydrique sur le développement de la plante, les données sur le nombre de feuilles produites par cycle sont nécessaires ainsi que le taux avec lequel ces feuilles sont produites.

Les grandes feuilles du bananier ne signifient cependant pas un taux élevé de transpiration ou de photosynthèse par unité de surface foliaire. La faible vitesse du vent, l'importance de la SF et l'augmentation de l'épaisseur de la couche limite ralentissent le mouvement de la vapeur d'eau de la feuille vers l'atmosphère et celui du CO₂ vers la feuille. Dans une atmosphère calme, on peut s'attendre à moins de transpiration et de photosynthèse par unité de surface foliaire à partir des grandes feuilles qu'à partir des petites feuilles. En réalité, la situation est plus complexe, car les grandes feuilles seront également plus chaudes que les petites feuilles (Taylor and Owen, 1972). Une augmentation de la vitesse du vent permettra de réduire l'épaisseur de la couche limite mais en même temps de refroidir les feuilles et de réduire le déficit de pression de vapeur (VPD) au voisinage de la feuille. Lorsque le bananier est bien alimenté en eau, la transpiration augmente rapidement en fonction du VPD (Aubert, 1968). Pendant une saison sèche plus longue et plus accentuée, cette situation mène à l'épuisement des réserves hydriques.

Le port foliaire est également un élément déterminant de l'efficacité d'utilisation de la lumière. Le taux de photosynthèse est optimal à des intensités lumineuses intermédiaires, et diminue fortement lorsque l'intensité atteint le seuil de saturation de la photosynthèse. Un port dressé des feuilles situées au sommet de la canopée et un port plus horizontal des feuilles inférieures situées partiellement à l'ombre contribuent ainsi à maximiser l'efficacité photosynthétique en conditions de fort éclaircissement. En raison des caractéristiques phyllotaxiques du bananier (*Musa* spp.) et de la séquence d'émission foliaire, chaque feuille (sauf les dernières) change de position au cours du développement (Kwa, 1993). Son exposition à la lumière solaire diminue jusqu'à ce qu'elle se retrouve partiellement à l'ombre (Cayón, 2001).

Le pliage des feuilles de bananier contribue également à l'efficacité photosynthétique. Il suit généralement un rythme diurne avec des feuilles plus horizontales pendant la nuit et tôt le matin, devenant plus verticales pendant les périodes de fort ensoleillement, et revenant à des positions plus horizontales en fin de journée (Turner et *al.*, 2007). Ce pliage naturel des limbes de bananier réduit des dégâts photochimiques en diminuant la densité de flux de radiation interceptée (Turner and Thomas, 1998; Thomas and Turner, 2001). Cet aspect comportemental des feuilles permet un ajustement de l'environnement aérien de chaque feuille (Turner and Lahav, 1983).

Dans les plantations de bananiers avec un LAI < 3, où les feuilles individuelles tendent à être bien exposées, l'effet protecteur du pliage affecte fortement l'interception de la radiation solaire et réduit la production de la matière sèche (Turner, 1998). Par contre, dans les canopées avec un LAI élevé (> 5), le pliage des feuilles permet une redistribution plus uniforme de la radiation solaire sans réduire la quantité totale de radiation interceptée (Turner, 1979). En fonction de l'environnement, les feuilles du bananiers peuvent également être très déchirées (Simmonds, 1966). Une augmentation de la déchirure des feuilles tend à exacerber le pliage et réduit le rendement de la plante (Eckstein et al., 1996; Lorch, 1958).

1.3.4.2. Système racinaire

Le processus d'émission des racines est en relation étroite avec le développement du système aérien (Lecompte, 2004), l'émission d'une feuille s'accompagnant de la production simultanée de plusieurs axes racinaires, insérés sur le bulbe en position opposée à la feuille (Kwa, 1993). Le nombre de racines augmente avec l'âge de la plante. Au moment de la transition florale, le nombre de phytomères du pied est déterminé, et avec lui le nombre potentiel de racines adventives qu'il peut émettre. L'ensemble des racines adventives a été produit lorsque toutes ses feuilles sont déployées. L'extension subséquente du système racinaire est donc dépendante du maintien de la croissance des axes primaires et de la production des racines latérales. Au niveau de la souche, toutefois, la production de racines adventives continue sur les rejets (Lavigne, 1987).

La formation des nouvelles racines commence très tôt et progresse de manière rapide, comme indiqué par la présence de 10 à 34 axes primaires sur des rejets âgés de 4 à 15 jours (Beugnon and Champion, 1966; Gousseland, 1983; Lavigne, 1987; Turner, 1972). Le nombre total d'axes émis est élevé et peut varier entre 150 et plus de 600 racines selon les études (Moreau and Le Bourdellès, 1963; Robin and Champion, 1962; Beugnon and Champion, 1966; Blomme et al., 2000; Lavigne, 1987; Mohan and Madhava, 1984; Turner, 1972). Des recherches initiées par Swennen (1984) et Swennen et al. (1986) sur les différences génotypiques concernant les caractéristiques des racines de *Musa* en conditions hydroponiques ont abouti à conclure que le système racinaire est plus développé chez les bananes dessert (AAAcv) que chez les plantains. L'émission racinaire n'est pas fonction de la hauteur de la plante et une corrélation peut être établie avec la circonférence, mais elle n'est pas toujours évidente lorsqu'on compare les variétés entre elles (Kwa, 1993).

La production des axes racinaires par les jeunes plantes de *Musa* dépend du type de matériel végétal: rejet, vitro-plant ou plant issu de fragments de tige (PIF). A dimensions comparables, le nombre de racines émises par les bananiers issus de vitro-plants est supérieur à celui des rejets (Kwa, 1993). Chez ces derniers, les racines produites dans le milieu de régénération ne se développent généralement pas dans le sol et la formation des nouvelles racines commence 4 à 5 semaines après la plantation, à la fin de la phase d'acclimatation (Blomme, 2000; Stoffelen, 2000).

Le taux d'élongation des axes primaires se situe entre 1,2 à 4 cm/jour (Beugnon and Champion, 1966; Lassoudière, 1971, 1978; Lecompte, 2002; Riopel and Steeves, 1964; Robinson and Alberts, 1989), avec un optimum de croissance situé entre 23 et 23,7°C (Robinson and Alberts, 1989; Turner, 2003). L'élongation ne semble pas dépendre de la longueur des racines. Un seul axe peut ainsi atteindre une longueur de 2,6-7,5 m, gamme qui englobe la plupart des observations de longueur maximale de racines dans de bonnes conditions (Draye et al., 2003; Fawcett, 1921; Lavigne, 1987). Le diamètre des racines primaires est globalement constant le long de la racine et situé entre 4 à 10 mm des axes formés successivement et ayant un diamètre de plus en plus

important (Acquarone, 1930; Lecompte et *al.*, 2002; Monnet and Charpentier, 1964; Riopel and Steeves, 1964). D'après Blomme et *al.* (1999), la triploïdie des bananiers cultivés entraîne une augmentation du diamètre des méristèmes racinaires, lequel est positivement corrélé avec le taux de croissance de la racine (Lecompte et *al.*, 2001). Cette dernière étude a également montré que la vitesse de croissance était proportionnelle à la longueur de la zone apicale non ramifiée (LAUZ), avec un ratio de 0,15 cm/jour par centimètre de LAUZ. Le taux d'élongation des racines latérales de premier ordre se situe quant à lui entre 0,7 et 1,5 cm/jour et les racines atteignent une longueur finale d'environ 3 à 15 cm contre 0,3 à 4 cm de long pour les latérales de second ordre (Acquarone, 1930; Blomme, 2000; Laville, 1964; Lassoudière, 1978).

Selon les études, la durée de vie des axes racinaires varie entre 2 à 10 mois (Lassoudière, 1980; Moreau and Le Bourdellès, 1963; Robinson, 1987). Les valeurs élevées sont également appuyées par les observations de Valsamma et *al.* (1987) et Blomme (2000) qui indiquent que la taille des racines décroît de 40% durant la phase reproductive, tandis que leur densité ne diminue que de 8%. La sénescence racinaire est fortement influencée par les propriétés du sol ainsi que la présence de parasites telluriques. Les racines latérales des bananiers (*Musa* spp.) ont généralement une durée de vie plus courte que les axes primaires (Lassoudière, 1978). Elles peuvent atteindre 8 semaines (Robinson, 1987).

Le système racinaire des bananiers est fortement sensible aux discontinuités du milieu qu'il explore (Delvaux and Guyot 1989; Dorel, 1990). Lorsque la pointe racinaire rencontre un obstacle positionné à un angle droit, le méristème de la racine meurt le plus souvent. Dans ce cas, plusieurs racines latérales à large diamètre et à croissance indéterminée émergent derrière la pointe morte (Acquarone, 1930). L'anatomie de ces racines de remplacement se rapproche de celle de la racine primaire. Comme chez la plupart des espèces, quand les axes viennent à changer brusquement de direction, de grandes racines latérales apparaissent au côté convexe de la trajectoire (Lassoudière, 1971). Le patron de ramification d'une racine se développant dans un

sol est donc fort différent de celui de la même racine se développant dans un milieu homogène.

L'évolution du nombre de racines suit assez bien celle de la surface foliaire. La taille des racines est aussi corrélée à la hauteur du plant ainsi qu'à la dimension des feuilles, le poids du régime et le diamètre du pseudo-tronc (Beugnon and Champion, 1966; Blomme and Ortiz, 1996; Blomme et al., 2001; Blomme et al., 2003, 2005, 2006; Champion and Olivier, 1961; Gousseland, 1983; Lassoudière, 1980; Lavigne, 1987; Lecompte, 2002; Valsamma et al., 1987). Ces auteurs ont conclu que la surface foliaire, la circonférence du pseudo-tronc et la hauteur du plus grand rejet successeur sont de bons indicateurs de la croissance racinaire. Le ratio partie aérienne/partie souterraine est cependant influencé par les conditions environnementales.

1.3.5. Transition florale et floraison

Le développement de l'inflorescence démarre avec le bombardement (montée) du méristème apical suivi de la différenciation de fleurs (Barker and Steward, 1962; Kwa, 1993; Lassoudière, 2007 et 2012). Kwa (1993) a situé la phase de transition florale chez la variété Grande Naine (AAA) en moyenne entre 40 et 55 cm de circonférences. Il souligne que ce paramètre architectural constitue un bon indicateur pour une estimation morphogénétique du bananier (*Musa* spp.). La phase de différenciation florale (formation des fleurs femelles "constituées du nombre de mains, nombre de fruits par main", puis mâles) se déroule à la base du pseudo-tronc. Elle démarre deux à trois mois avant que l'inflorescence sorte au sommet de celui-ci (Alexandrowicz, 1955; Summerville, 1944). A ce moment, on comptabilise en moyenne 11 à 12 feuilles dans le pseudo-tronc chez la plupart des bananes dessert (AAA_{cv}, Cavendish et Gros Michel) et 14 feuilles chez *M. balbisiana* (BB_s). Kwa (1993) a observé chez la Grande Naine (AAA_{cv}, sous-groupe Cavendish) que la succession des ébauches de bractées et des mains est plus rapide que celle des ébauches foliaires.

La montée de l'inflorescence dans le pseudo-tronc et sa sortie au sommet du bouquet foliaire est très rapide et se fait à peu près en deux

semaines (15 cm/jour) en fonction des génotypes, des conditions de culture, de la durée du cycle et des conditions environnementales.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer les causes du déclenchement de l'induction florale (Lassoudière, 2012). Selon Summerville (1944), la floraison se fait en fonction de la surface foliaire totale produite, du nombre d'heures d'exposition des feuilles individuelles et de la température moyenne pendant la durée d'activité de chacune de ces feuilles. D'autres chercheurs estiment qu'une fructification abondante serait liée à la taille de la surface foliaire.

1.3.6. Formation des régimes

Les fleurs produites sont d'abord femelles, puis hermaphrodites et enfin mâles. La variation de ces fleurs est fonction des génotypes, des conditions environnementales et de culture ainsi que de la durée des observations. Quelques semaines après le stade fleur pointante, les bractées se relèvent laissant apparaître les fruits. A ce stade de soulèvement, les fruits ont déjà atteint 60 à 65% de leur longueur totale alors qu'au même moment, le remplissage de ceux-ci est réalisé à 35-50% avant la récolte. L'accumulation de l'amidon se réalise à l'approche de la récolte. Contrairement à celle-ci, le taux de grossissement de ces fruits reste sensiblement constante jusqu'à la récolte. Dans certaines situations, l'ablation des parties hermaphrodites et mâle voir un certain nombre de mains améliore le remplissage des fruits et le poids du régime dans les conditions non limitantes. Le nombre et la taille des fruits par main régressent selon leur âge, ce qui serait une conséquence de la diminution du diamètre (grade) des fruits. L'obtention des longs fruits (peu courbés) est fortement déterminée à plus ou moins un mois du stade fleur pointante (primordiale pour obtention des fruits longs). Lassoudière (2012) a observé chez la Grande Naine (AAA_{cv}, sous-groupe Cavendish) onze mains totalisant un poids moyen de 38 à 42 kg. La première main porte 26 fruits et la dernière 16. Le poids moyen du fruit de la première et de la dernière main pèse 201 et 113 g respectivement.

Toutes ces différentes phases sont liées fortement à des accumulations de sommes thermiques (degrés-jours) dont le seuil de température de

croissance est fixé à 14 °C chez le bananier. Entre la plantation et la récolte (vitroplant de la variété Grande Naine), Lassoudière (2007) a trouvé un cumul de 3400 degrés-jours, soit 1100 de la plantation à la transition florale, 1150 de la transition florale au stade fleur pointante et 1150 de la fleur pointante à la récolte. Pour les cycles suivants, entre deux récoltes successives, le cumul nécessaire est de 2800 degrés-jours, soit 500 entre la récolte du régime du porteur et la transition florale du successeur, 1150 de la transition florale à la fleur pointante et de 1150 de la fleur pointante à la récolte.

1.4. Notions de stress

Le stress est généralement considéré comme une déviation significative des conditions optimales de vie ou comme une contrainte qui altère le fonctionnement de tout système. Le stress se marque dès lors, et peut se mesurer, par ses effets sur la croissance, le développement et les performances agronomiques (Taiz and Zeiger, 1998).

1.4.1. Notions de résistance, tolérance et susceptibilité

Pour répondre aux agressions biologiques, les plantes ont développé des mécanismes de défense complexe d'ordre général ou spécifique. La résistance/susceptibilité réfère à la capacité de la plante à empêcher ou permettre le développement d'un stress, tandis que la notion de tolérance/sensibilité réfère à la capacité de la plante à survivre en présence d'un stress.

La résistance est la capacité d'une variété à restreindre la croissance et le développement d'un organisme nuisible déterminé et/ou les dégâts qu'il cause, en comparaison aux variétés sensibles dans des conditions d'environnement et de pression de l'organisme nuisible.

La résistance complète s'observe lors d'une interaction incompatible. On lui associe habituellement le phénotype d'hypersensibilité (HR). Certains cas de stress biotique ont été relevés où une reconnaissance extrêmement rapide et robuste permet de stopper l'agent pathogène avant même le développement de la HR. Certains bananiers (*Musa* spp.) classés dans cette catégorie manifestent une résistance très prononcée

à la maladie des raies noires (MRN). Il s'agit principalement de la variété sauvage Calcutta 4 (*M. a. burmannica*, AAs) et du cultivar Yangambi km5 (AAA, groupe Ibota). Chez ces variétés, le développement des symptômes est bloqué dès les premiers stades (1 et 2) de l'infection et il n'y a pas de sporulation sexuée ou asexuée. Une étude réalisée en microscopie a montré que les réactions de défense mises en jeu par l'hôte sont initiées juste après la pénétration du champignon dans les stomates. Ce comportement met en œuvre une réaction d'hypersensibilité ou interaction incompatible qui se produit dans le cadre d'une relation gène pour gène ou monogénique. La résistance complète serait à priori le résultat de la somme des résistances préformées (Barbosa Cavalcante, 2009; Fouré and Tomekpe, 1995; Mourichon et al., 1997; Onautshu Odimba, 2013).

La résistance partielle (exemple de la MRN) est développée lors d'une interaction compatible. Elle se caractérise par une réduction notable de croissance et de reproduction de l'agent pathogène (Parlevliet and van Ommeren, 1975). L'hôte présente alors un phénotype mixte avec des lésions sensibles, des lésions de type sensibles au centre mais dont la bordure brune atteste d'un début de résistance et/ou des HR. On qualifie la résistance partielle de résistance quantitative ou polygénique, car contrairement à la résistance complète, elle repose sur l'intervention de plusieurs gènes qui participent chacun au processus de résistance (Roumen, 1992). Pour la maladie des raies noires, les génotypes de bananiers Pisang lilin et Pisang Ceylan font partie de cette catégorie (Carlier et al., 2003).

La sensibilité est l'incapacité d'une variété à restreindre la croissance et le développement d'un organisme nuisible déterminé. Généralement, la plante subit d'importants dégâts même si l'attaque est relativement faible (Carlier et al., 2003). Dans le cas d'une attaque par un bio-agresseur, la sensibilité est observée lors d'une interaction compatible. Elle correspond à une situation de maladie de la plante où l'infection se poursuit sans dommage apparent pour l'agent pathogène. La sensibilité s'avère toutefois le résultat du développement par la plante des résistances préformée et basale, mais qui ne sont pratiquement jamais suffisantes seules pour permettre un phénotype de résistance. Elles ne peuvent que retarder momentanément l'expansion de la maladie. La

plupart des cultivars de bananes dessert et de plantains subissent très régulièrement des défoliations sévères causées par les cercosporioses (Grande Naine “AAAcv”, Plantains”AAB”) (Barbosa Cavalcante, 2009; Carlier et al., 2003).

La tolérance à un stress consiste à maintenir la croissance et le développement de ces organes dans un état de fonction normale en présence du stress. Les dégâts subis par la plante, s’il y en a, sont en principe faibles (Carlier et al., 2003). Lorsque les conditions de stress sont modérées, ce mécanisme assure un rendement optimum alors qu’en cas de conditions sévères, elle a tendance à augmenter les risques de la perte totale du rendement (Amigues et al., 2006). Dans le cas du déficit hydrique, Gate (1995) définit la tolérance comme la capacité d’une variété à lutter contre la sécheresse par la conservation de son eau d’imbibition en équilibrant l’absorption et la transpiration.

1.4.2. Principales contraintes de production

Les bio-agresseurs, la sécheresse, le climat et la faible fertilité des sols sont les principaux agents responsables de chutes de rendement du bananier et du plantain. Nous évoquons ci-dessous les contraintes biotiques et développons la problématique du déficit hydrique. La problématique de la fertilité est abordée plus loin avec la présentation du contexte pédoclimatique du Cameroun.

1.4.2.1. Bio-agresseurs

Les maladies (cercosporioses, fusariose, bactérioses, viroses) et les ravageurs (nématodes, charançons) de *Musa* causent des problèmes majeurs dans la quasi-totalité des pays producteurs. Ces agents pathogènes provoquent des pertes considérables de rendement (Ploetz, 2004). Parmi les principales maladies fongiques, la maladie de Sigatoka (MS) ou cercosporiose jaune (yellow Sigatoka) causée par *Mycospherealla musicola* et la maladie des raies noires (MRN) ou cercosporiose noire causée par un champignon aérien appelé *Mycosphaerella fijiensis* Morelet sont les plus préoccupantes pour la culture du bananier.

Les attaques foliaires engendrées par ces agents conduisent à des lésions nécrotiques (nécroses) qui peuvent devenir coalescentes et détruire de vastes portions de tissus foliaires, entraînant ainsi la maturation prématurée des fruits et une perte nette de rendement. Ces principales contraintes représentent les fléaux phytopathologiques les plus importants dans toutes les régions de production bananière. Ces maladies fongiques conduisent à des pertes économiques évaluées à plus de 50% lorsque les conditions climatiques sont favorables (Burt et al., 1997). La quasi-totalité des plantains sont sensibles à la cercosporiose noire, mais légèrement tolérants à la cercosporiose jaune (Lassoudière, 2007). Pour chacun des cas, plusieurs stades d'évolution des symptômes (1 à 5 pour MS et 1 à 6 pour MRN) sont définis, mais généralement difficiles à différencier (Lassoudière, 2007). La température est le principal facteur qui distingue les deux espèces (Kablan, 2012). La MS se développe à des températures plus fraîches que la MRN. Auparavant, Moulioum-Pefoura et Mourichon, (1990) avaient enregistré un développement de la MS dans les régions de haute altitude au Cameroun. Mourichon (2003) a observé une forte sensibilité de *M. fijiensis* aux températures inférieures à 20°C.

Le premier cas de MRN fut observé aux îles Fiji, dans le district de Sigatoka en 1963 (Cordeiro, 2000). Cette maladie afflige particulièrement les plantations de bananes (AAAcv), plantains (AAB) et autres bananes à cuire (AAB, ABB) (Moulioum-Pefoura et al., 1996; Vuylsteke et al., 1995; Nwauzoma et al., 2002). Le champignon *M. fijiensis* est en pleine expansion et remplace progressivement *M. musicola* dans la plupart des zones de production (Mourichon et al., 1997). Cette espèce est capable de contaminer des plantains résistants au champignon *M. musicola* (Fullerton, 1994; Stover, 1972; Waller, 1981). Des clones qui possèdent une résistance modérée à faible à *M. musicola* sont sensibles à *M. fijiensis* (Stover, 1980). La MRN peut entraîner une perte de rendement pouvant être estimée entre 33 à 69% dans les conditions de fortes humidité relative de l'air et de faible évaporation (Craenen and Ortiz, 1998; Fu et al., 2010; Kablan et al., 2012; Marín et al., 2003).

L'évolution des symptômes varie suivant le génotype, la gravité de l'infection, la température, le vent et l'humidité relative de l'air

(Fullerton, 1994; Martinez, 1988). Une diminution du taux d'infection et de la progression de la maladie est généralement observée aux températures inférieures à 21°C même si le taux d'humidité relative de l'air est favorable au développement du pathogène (Stover, 1972). Jones (1995) et nombreuses recherches ont noté que la MRN est plus virulente en saison humide. Les zones les plus touchées par cette maladie reçoivent les précipitations de plus de 1400 mm/an avec une humidité relative de l'air supérieure en moyenne à 80% (Martinez, 1996).

Les premiers symptômes apparaissent sur les feuilles les plus jeunes de la plante et ne sont visibles qu'aux yeux des spécialistes (Martinez, 1988). Par la suite, de tous petits points chlorotiques apparaissent sur la face abaxiale des feuilles où la densité de stomates est élevée (Fullerton, 1994)(Soto, 1985). Les stades suivants sont caractérisés par la formation des raies de couleur brune, rouge sombre, marron ou noire (Figure 1.3A). En présence d'un nombre importants de lésions, se forment des zones nécrosées coalescentes. A ce dernier stade, la feuille noircit et meurt en 3 ou 4 semaines (Stover, 1972; Suman, 1996). Dans des cas extrêmes, toutes les feuilles de la plante peuvent être détruites avant la maturation des fruits. Dans ces conditions, le régime peut avorter de la plante (Fullerton, 1994; Martinez, 1988).

Le contrôle de la MRN est relativement difficile. La principale méthode de contrôle de la maladie des raies noires est l'application d'une moyenne de 53 pulvérisations par an. Celle-ci élève les coûts de production et provoque des dommages à l'environnement (Barbosa Cavalcante, 2009). Le développement de génotypes résistants au sein des programmes d'amélioration est donc une stratégie importante pour contourner cette maladie.

Quelques notations ont été définies pour suivre l'évolution la susceptibilité des génotypes de bananier (*Musa* spp.) à la MRN (Carlier et al., 2003; Vakili, 1968): il s'agit principalement de la plus jeune feuille nécrosée (PJFN) et de la plus jeune feuille touchée (PJFT). La PJFN est la plus jeune feuille présentant au moins une nécrose (stades 5, 6 ou coalescence des stades 2 ou 3). Ce paramètre permet de calculer l'indice de feuilles non-nécrosées (IFNN) à partir du nombre de feuilles érigées (NFE). L'IFNN représente la proportion de feuilles qui sont érigées et ne présentent pas de symptômes typiques du stade avancé de

la cercosporiose noire (tache noire à centre nécrotiques) (Ortiz et al., 1997). La PJFT est la plus jeune feuille présentant au moins un symptôme de la MRN (quel que soit le stade).

Les viroses constituent une menace grandissante sur la production bananière et en particulier sur la culture du bananier-plantain (Ploetz, 2004). L'une des principales menaces est le virus de la mosaïque en tirets du bananier (BSV) présent dans le génome *M. balbisiana*. Sous l'effet de stress biotiques et/ou abiotiques, l'activation du virus et l'apparition dans la plante de particules virales provoquent la maladie de la mosaïque en tirets du bananier (BSD) (Lheureux, 2002). La quasi-totalité de bananiers de type à cuire (plantains en particulier) sont susceptibles d'exprimer des symptômes divers (Figure 1.3B): tirets chlorotiques nets et épais sur limbes des feuilles et avortement du régime au cœur du pseudo-tronc. Il en est de même des hybrides interspécifiques issus des programmes de création variétale engendrant les deux espèces *M. acuminta* et *M. balbisiana* (Tomekpe and Jenny, 2004). Cette maladie peut occasionner dans certaines conditions des pertes très importantes de rendement dans les plantations de bananiers plantain (Harper et al., 1999).

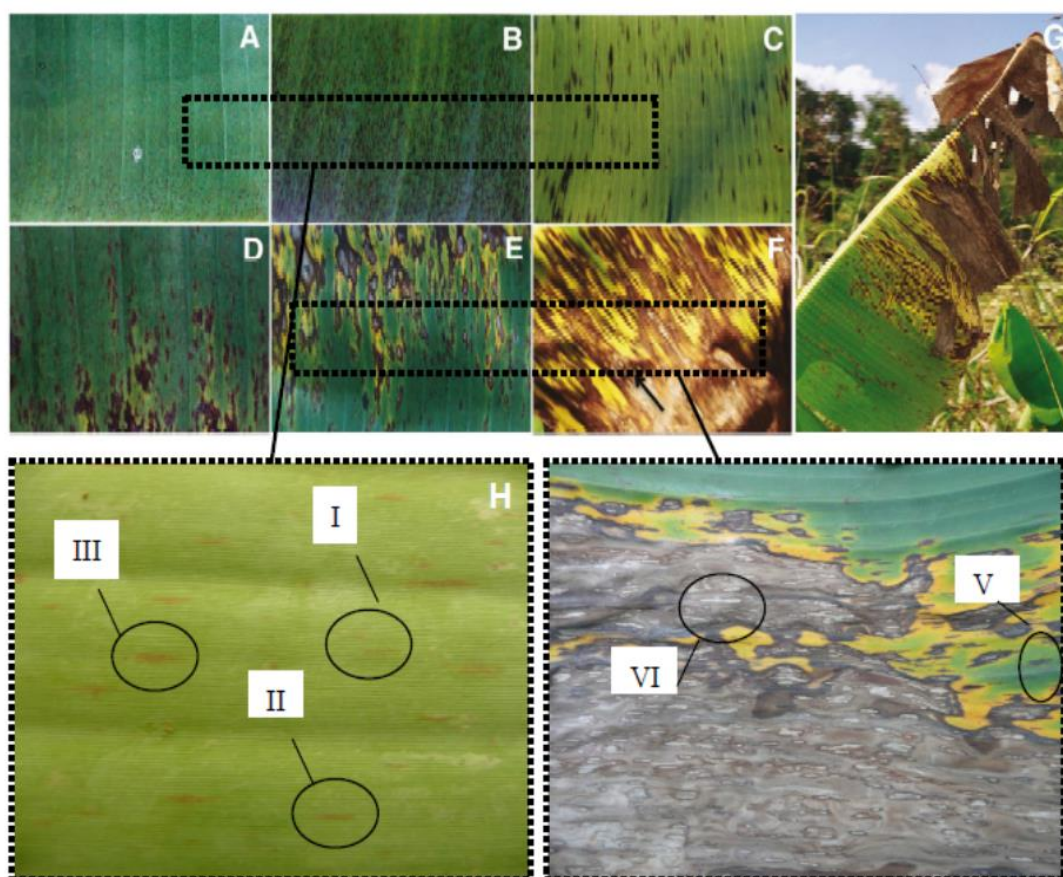


Figure 1.3A. Stades de développements de la MRN du bananier.

Les stades I (H) sont difficilement visibles car les symptômes sont < 1 mm. L'évolution de la maladie entraîne ensuite l'apparition de stades II (A & H), dont les lésions mesurent entre 1 et 5 mm. Les lésions s'élargissent et prennent une couleur rouille pour former le stade III (B & H). La lésion atteint sa taille définitive au stade IV (C). Au stade V, les lésions noircissent (D) puis au stade VI, l'intérieur de la lésion devient blanchâtre (E). Les lésions coalescent et forment de larges plages nécrotiques au sein desquelles la production sexuée d'ascospores est réalisée (F). Les spores asexuées (conidies) sont, elles, produites au sein des jeunes stades (2-4). Comme illustré en (G), les différents stades peuvent être présents sur une même feuille de bananier. Photos adaptées de Churchill (2011); Rieux (2011) et de Lapeyre de Bellaire (collection personnelle).



Photo P-Y. Teycheney (Cirad)



Photo P-Y. Teycheney (Cirad)

Figure 1.3B. Symptômes de la maladie de la mosaïque en tirets du bananier.

Gauche: tirets chlorotiques nets et épais sur feuille de la face supérieure du limbe. Droite: éclatement du pseudo-tronc et avortement du régime au cœur du pseudo-tronc.

1.4.3. Stress hydrique

Comme la plupart des plantes cultivées, les bananiers (*Musa* spp.) sont très sensibles aux excès comme aux déficits en eau.

1.4.3.1. Excès d'eau

L'engorgement du sol est capable de limiter sensiblement la croissance du plantain et peut compromettre le devenir de la parcelle. Un déséquilibre air/eau au voisinage des racines créé par inondation conduit à une asphyxie/anoxie par défaut de drainage. Il est nécessaire de prévoir les canaux de drainage en cas d'excès d'eau dans les plantations au cours des opérations d'irrigations (excès), lors des fortes pluies et dans les sols qui drainent difficilement. Ces opérations permettent de mieux contrôler l'environnement hydrique des racines. Les premiers symptômes d'excès sont très voisins des premiers signes de déficit hydrique: réduction de la distance entre deux pétioles successifs qualifiés d'engorgements. Lorsque la plante est submergée (sans mouvements d'eau), les feuilles et régimes jaunissent puis, le pseudo-tronc se casse. Il advient un pourrissement accéléré de la plante. L'anoxie de la parcelle stoppe l'élongation en 30 mn et si elle est prolongée de plus de 6 h, elle provoque la mort de l'apex racinaire (Lassoudière, 2007, 2012).

1.4.3.2. Déficit hydrique

Le DH peut être considéré comme la principale cause de perte de rendement d'un bon nombre de cultures, estimée à 70-80% (Boyer, 1982; Nilsen and Orcutt, 1996). Il s'installe lorsque l'eau disponible pour la plante ne lui permet pas de répondre à la demande évaporative, (El Hassani and Persoons, 1994; Lutts and Kinet, 1998). Les premiers signes visibles d'un DH résultent de la difficulté de la plante à maintenir sa turgescence: réduction de l'expansion cellulaire dans les feuilles en croissance, voire flétrissement des feuilles (El Hassani and Persoons, 1994; Hopkins, 2003). En fonction de sa fréquence, de son intensité et de durée, le DH liés au régime d'apport en eau (précipitation, irrigation et/ou arrosage) peut se manifester de diverses façons. Il cause plus de dégâts au végétal à certains stades de croissance appelés stades

critiques. La période critique coïncide habituellement à la phase de transition florale et de montaison jusqu'au stade de reproduction.

Les études conduites par Van Asten et *al.* (2011) concernant le bananier (*Musa spp.*, AAA-EA) dans les régions de hauts plateaux de l'Afrique de l'Est suggèrent que la sécheresse occasionne des pertes moyennes de poids de régime (8-28%) en périodes sèches (précipitations annuelles < 905 mm) comparées aux périodes (905 < CRF₁₂<1365). Au sein de la gamme observée de précipitations cumulées, ils ont trouvé des relations linéaires entre les précipitations et les poids maximum des régimes dans tous les sites évalués (Mbarara, Ntungamo et Kawanda). Ils ont également noté que le DH affecte le nombre de fruits par régime, mais pas le poids des fruits. Cet effet dépend cependant de la période de stress. La sécheresse durant l'initiation florale se traduit en effet par une réduction dans le nombre de mains et de fruits. Dans les mêmes études, la sécheresse a considérablement réduit à la fois le poids moyen du régime et le poids maximum du régime dans toutes les parcelles. Le poids moyen du régime en période sèche était réduit de 8-28% comparé à celui obtenu en période humide. Des résultats similaires ont été enregistrés chez la variété de plantain faux corne Agbagba (*Musa cv.* AAB) par Baiyeri (1996).

Les mesures de l'état hydrique des feuilles indiquent que les bananiers restent très hydratés même quand ils montrent des signes de DH (Turner, 1998; Turner et *al.*, 2007). Les bananiers seraient ainsi tolérants au DH du sol (Kallarackal et *al.*, 1990) et pourraient évaporer moins d'eau que d'autres cultures (Lu et *al.*, 2002). Toutefois, les bananiers nécessitent un approvisionnement abondant et constant en eau pour une production optimale (Champion, 1963; Ekanayake et *al.*, 1994; Lassoudière, 2007; Popenoe, 1941; Turner and Thomas, 1998). Lu et *al.* (2002) établissent que la quantité d'eau utilisée par une plante entière de bananier est de 9-10 litres/jour. Stover et Simmonds (1987) ont montré qu'au cours des 10-12 mois de leur cycle, les bananiers peuvent exiger 900-1800 mm d'eau et qu'au cours d'une journée, la perte d'eau par transpiration peut atteindre 3-6.3 mm en fonction de la radiation, du vent et de humidité atmosphérique. Turner (1987) trouve chez le bananier Williams (AAA) qu'il existe de faibles associations entre l'utilisation de l'eau et les variables environnementales.

Ekanayake et *al.* (1994) ont observé des différences de sensibilité au déficit hydrique entre génotypes de *Musa*. Les génotypes qui tendent à restreindre l'ouverture des stomates dans l'après-midi ont été classés comme «économiseurs d'eau». Ce comportement leur permet d'éviter de courtes périodes de DH, contrairement à ceux dont les stomates sont restés ouverts dans l'après-midi. Les cultivars Bluggoe (ABB) et Fougamou (ABB) montrent les plus grandes différences de conductance de la feuille entre le matin et l'après-midi. Les cultivars Bobby Tannap (ABB) et Valery (AAA, sous-groupe Cavendish), par contre, tendent à maintenir leur conductance stomatique toute la journée. Les effets de la température et du VPD sur la conductance stomatique ont également été étudiés en conditions contrôlées sur les cultivars Williams (AAA, groupe Cavendish), Lady Finger (AAB) et Bluggoe (ABB) (Thomas et al., 1998). La réduction de l'ouverture des stomates chez Williams était beaucoup plus faible que chez Bluggoe, dont la conductance stomatique diminue à mesure que le déficit de pression de vapeur augmentait. Dans ces deux études, le contrôle de l'ouverture et/ou fermeture des stomates au déficit de pression de vapeur semble être lié à présence du génome B de *Musa balbisiana*.

En jouant sur les paramètres phénologiques d'adaptions, il est possible de caractériser le « calage » du cycle vis-à-vis des contraintes climatiques. Dans le cas d'une contrainte hydrique, la mise en place d'une stratégie d'évitement ou d'esquive consiste à inscrire le cycle à l'intérieur d'une période permettant d'éviter une baisse de potentiel hydrique de la plante. Une stratégie à double voies permet l'évitement du déficit hydrique: (1) la voie par l'utilisation des techniques culturales permet le décalage de la phase sensible dans le cycle et (2) la voie génétique conduit au développement des génotypes précoces (Monneveux, 1991).

Les adaptations du bananier au déficit hydrique sont également d'ordre morphologique. En début de cycle, la plante ajuste sa taille (feuille en particulier) à l'eau disponible dans le milieu en réduisant la surface et/ou le nombre de ses feuilles et ses organes d'accumulation. Ses besoins en eau sont ainsi réduits ainsi que sa production de biomasse. La production d'acide abscissique par les racines (ABA) contribue sans doute à cette réponse morphologique (Bohnert et *al.*, 1996; Taiz and

Zeiger, 2010). L'ABA informe les stomates de se fermer, permettant à la plante de rester hydratée (Turner et *al*, 2007), avec comme conséquence une réduction de l'assimilation du carbone et de la croissance.

Tableau 1.1. Réponses des plantes à la sécheresse.

Paramètres d'adaptation au déficit hydrique	Niveau de réponses
Paramètres phénologiques	-précocité
Paramètres morphologiques	-extension du système racinaire -nombre et diamètre des vaisseaux au xylème racinaire -réduction du port et surface foliaire -enroulement des feuilles -présence des cires sur les feuilles -réduction de la densité et de la taille des stomates -compaction des cellules du mésophylle - augmentation de l'épaisseur de la cuticule
Paramètres physiologiques	-reconnaissance des signaux racinaires -perte de turgescence et de l'ajustement osmotique -réduction du potentiel hydrique foliaire -diminution de la conductance stomatique du CO₂ -réduction de la concentration interne du CO₂ -diminution de la photosynthèse nette -réduction du taux de croissance

Réponses phénologiques, morphologiques et physiologiques, des plantes vasculaires à la sécheresse.

Adapté de Bohnert and Jensen, (1996); Bohnert et *al*. (1995); Monneveux (1991); Reddy et *al*. (2004)

1.5. Diversité génétique et amélioration

1.5.1. Diversité génétique actuelle

En dehors du centre d'origine, on constate une pauvreté spectaculaire de la diversité génétique des bananiers cultivés et la quasi absence de flux de gènes (Bakry et *al*., 2005). Les espèces sauvages sont pour ainsi dire absentes des continents africain et américain (à l'état naturel). Au regard de la production bananière, cette situation paraît singulière.

Les caractéristiques morpho-taxonomiques des variétés de bananiers sont à la base de la classification botanique et ont permis d'établir une origine interspécifique (*M. acuminta* et *M. balbisiana*) pour la plupart des bananiers cultivés. Les clones les plus cultivés reposent pour l'essentiel, sur 5 à 6 combinaisons génomiques indépendantes, triploïdes, associées aux sous-groupes Cavendish, Gros Michel, Plantains, Figue-Pomme, Pomé, Bluggoe (Tableau 1.2).

Quatre types variétaux sont habituellement catalogués chez le bananier plantain (Tomekpe et *al.*, 1998) basés sur la disparition progressive des parties mâles et neutres de l'inflorescence et par une hypertrophie des parties femelles:

- le type 'French' dont l'inflorescence complète à maturité comporte plusieurs mains de fruits relativement petits suivis par un rachis couvert de nombreuses fleurs hermaphrodites et mâles avec des bractées persistantes et un grand bourgeon mâle;
- le type 'French Corne' ou 'Bâtard', à inflorescence incomplète à maturité avec 6 à 8 mains et de grands fruits suivis de quelques fleurs neutres;
- le type 'Faux Corne', à inflorescence incomplète, dont le bourgeon mâle disparaît à maturité. Le nombre de mains est peu élevé (4 à 6 mains), les fruits plus longs et le régime plus lâche que les deux types précédents;
- le type 'Vrai Corne', qui ne possède aucune fleur neutre ou mâle et très peu de mains avec de très grands fruits. Le régime très lâche et court n'a pas d'inflorescence mâle. Ce dernier type paraît instable suivant les conditions pédo-climatiques qui peuvent quelques fois influencer le type de l'inflorescence.

CHAPITRE 1 - CONTEXTE

Tableau 1.2. Classification et répartition géographique des bananiers cultivés.

Sous-groupe	Cultivars	Type de fruit	Distribution
Groupe AA			
Sucrier	Pisang Mas, Fayssinette, Figue sucrée	Dessert sucré	Tous continents
Pisang Lilan		dessert	Indonésie, Malaisie
Pisang Berangan		Dessert	Indonésie, Malaisie
Lakatan		Dessert	Indonésie, Malaisie
Groupe AAA			
Cavendish	Lacatan, Poyo, Williams, Grande Naine, Petite Naine	Dessert	Pays exportateurs
Gros Michel	Gros Michel, Highgate, Cocos	Dessert	Tous continents
Figue Rose	Figue Rose, Figue Rose verte	Dessert	Pacifique, Antilles, Afrique de l'Est
Lujugira	Intuntu, Mujuba	À bière, à cuire	Indonésie, Afrique
Ibota	Yangambi Km5	Dessert	
Groupe AB			
Ney Poovan	Safet Velchi, Sukari	Dessert acide	Inde, Afrique de l'Est
Groupe AAB			
Figue Pomme	Maça, Silk	Dessert acide	Inde, Afrique de l'Est
Pome	Prata	Dessert acide	Inde, Malaisie, Australie, Brésil, Afrique de l'Ouest
Mysore	Pisang Ceylan	Dessert acide	Inde
Pisang Kelat	Pisang Kelat	Dessert	Inde, Malaisie
Pisang Rajah	Pisang Rajah Bulu	À cuire	Malaisie, Indonésie
Plantains	French Corne, Faux Corne	À cuire	Afrique du centre et de l'Ouest, Caraïbes, Amérique latine
Popoulou	Popoulou	À cuire	Pacifique
Laknao	Laknao	À cuire	Philippines
Pisang Nangka	Pisang Nangka	À cuire	Malaisie
Groupe ABB			
Bluggoe	Bluggoe, Matavia, Poteau, Cacambou	À cuire	Philippines, Caraïbes, Amérique latine
Pelipita	Pelipita	À cuire	Philippines, Amérique latine
Pisang Awak	Fougamou	Dessert	Thaïlande, Inde, Philippines, Afrique de l'Est
Peyan		À cuire	Philippines, Thaïlande
Saba	Saba	À cuire	Philippines, Indonésie, Malaisie

Adapté de Bakry et al. (1997)

1.5.2. Origine et objectifs de l'amélioration

Malgré les efforts considérables des programmes d'amélioration de *Musa*, la production de banane et plantain est encore limitée par le nombre de variétés cultivées sélectionnées par l'homme dans le germoplasme naturel (Ortiz, 1995). La difficulté à remplacer les variétés cultivées obtenues par hybridations conventionnelles crée le risque accru de maladies épidémiques des cultivars génétiquement similaires.

L'intérêt initial pour l'amélioration du bananier fut très certainement déclenché par la fusariose (maladie de panama) causée par *Fusarium oxysporum*. Celle-ci a été observée au début du siècle, sans toutefois présenter d'effets catastrophiques immédiats sur les plantations commerciales du cultivar Gros Michel (AAA) en Amérique centrale et en Jamaïque (Shepherd, 1992). Les premières tentatives d'amélioration remontent à la fin des années 1920 et au début des années 1930. Ces travaux ont débuté à l'*United Fruit Company* au Honduras et à l'*Imperial College of Tropical Agriculture* (ICTA) de la Trinité. L'objectif à l'ICTA et en Jamaïque était de trouver un Gros Michel résistant à la fusariose. Plusieurs travaux d'amélioration ont été entrepris qui malheureusement n'ont pas abouti car les rares hybrides résistants n'avaient pas la qualité du Gros Michel original.

Depuis 1920, la priorité de tous les programmes d'amélioration génétique a été le développement des génotypes résistants aux maladies et ravageurs (Bakry et al., 2009). Afin de maintenir et d'augmenter la production, à défaut de pouvoir disposer d'un traitement efficace contre ses bio-agresseurs, la création des génotypes élites apparaît comme l'une des meilleures technologies (Krishnamoorthy et al., 2004). Les objectifs secondaires de l'amélioration concernent les contraintes abiotiques marquées en milieu réel, telles que les vents violents qui provoquent la cassure du pseudo-tronc, le déficit hydrique et la faible fertilité des sols. Les caractéristiques recherchées ici concernent, d'une part le développement d'un système racinaire assurant un meilleur ancrage et une absorption efficace des ressources en eau et en éléments minéraux et, d'autre part, la vigueur et la taille réduite du pseudo-tronc permettant de limiter les chutes dues aux vents (Tomekpe et al., 2000; Tomekpe et al., 1998).

1.5.3. Grands programmes de création variétale

Dès les années 20, les améliorateurs ont concentré leurs efforts pour la création d'hybrides résistants et productifs (Bakry et *al.*, 2005; Bakry et *al.*, 1997; Bakry et *al.*, 2009; Tomekpe et *al.*, 2004). Cette amélioration se poursuit aujourd'hui dans plusieurs centres de recherche.

La FHIA (*Fundación Hondureña de Investigación Agrícola*) au Honduras mène le plus ancien programme existant qui travaille sur plusieurs types de bananes dessert et à cuire. C'est le seul centre de recherche à améliorer la banane dessert Gros Michel. La FHIA a mis à la disposition de la communauté internationale des génotypes tétraploïdes résistants et productifs de première génération obtenus par croisement entre les clones combinant. Il s'agit particulièrement des hybrides FHIA-01, FHIA-02, FHIA-03 et FHIA-21.

L'EMBRAPA-CNPMF (*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca Fruticultura Tropical*), au Brésil, travaille les bananiers des sous-groupes Pome et Silk très prisés dans ce pays. L'objectif principal est de développer des clones résistants et productifs, en pollinisant des variétés douces et acides, traditionnelles dans ce pays, avec le clone Calcutta 4 et la variété Pisang Lilin (Bakry et *al.*, 1997). À ce jour, trois génotypes tétraploïdes inter-spécifiques et à forte dominance *acuminata* (AAAB) ont été créés et sélectionnés par EMBRAPA: Pacovan Ken, Preciosa et Tropical (Bakry et *al.*, 2009). Ces variétés sont résistantes à la maladie de Panama et très productives.

L'Inde est dotée d'une richesse de variétés de bananiers (bananes douces et bananes à cuire). Les cultivars commercialement importants sont Robusta (Cavendish) et Red banana (AAA), Silk, Mysore et French plantain (AAB), Pisang Awak et Bluggoe (ABB) et Ney Poovan (AB). Les TNAU, NRCB et BRS (*Tamil Nadu Agricultural University, National Research Centre for Banana and Banana Research Station*) développent des clones tétraploïdes à partir du croisement entre les triploïdes et les diploïdes, notamment les deux hybrides Pome BRS-01 (Agniswar x Pisang Lilan) et BRS-2 (Vannan x Pisang Lilan) (Bakry et *al.*, 2009).

Le CIRAD (*Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement*) situé en Guadeloupe, s'est fortement investi dans l'amélioration de la culture de la banane avec un accent sur la résistance aux maladies, la forte productivité, avec des régimes parfaitement cylindriques, dont la longueur des fruits est homogène ce qui facilite l'emballage et le commerce d'exportation (Bakry et al., 1997; Bakry et al., 2009). Pour atteindre cet objectif, ce centre développe depuis une vingtaine d'années de nouvelles bananes douces triploïdes (AAA) pour l'export à partir d'un schéma simple et original basé sur la connaissance et l'exploitation du pool génétique existant chez les clones diploïdes à dessert. Quelques nouveaux hybrides triploïdes (AAB) synthétiques (IRFA-909, IRFA-910 et IRFA-914) ont été créés dès 1995, mais la diffusion a été stoppée à cause de l'apparition des plants infectés par des virus. Des nouveaux candidats triploïdes (AAA) productifs ont été récemment créés (FLHORBAN-920, FLHOBAN-918). La haute taille est à l'origine de la non adoption de ces nouveaux hybrides par la profession bien qu'ils soient résistants aux bioagresseurs et se distinguent par un bon potentiel à l'export.

L'IITA (*International Institute of Tropical Agriculture*) au Nigéria, Cameroun et en Ouganda améliore les bananiers plantains depuis une vingtaine d'années. Ce centre s'est récemment engagé dans l'amélioration des bananiers des hauts plateaux d'Afrique de l'Est. La diversité et la durabilité de la production de la culture de bananes en Afrique de l'Est et du Sud sont menacées par les problèmes de parasites et les maladies. En 1987, un programme d'amélioration génétique a été initié avec pour objectif l'incorporation d'une résistance durable à la MRN chez le plantain (Vuylsteke et al., 1993). L'étape initiale de l'amélioration génétique des plantains ou des bananiers traditionnels consiste à croiser les accessions triploïdes (3x) à améliorer avec une accession diploïde sauvage (*Musa acuminata ssp. burmanicoïdes*) qui est résistante aux maladies afin de produire les hybrides tétraploïdes. L'IITA a ainsi développé des tétraploïdes (AAAB) primaires de bananes à cuire (PITA-03, PITA-14) et des triploïdes (AAB) de plantains secondaires (PITA-16, PITA-21, PITA-23). PITA-03 est également utilisé pour la production du vin et PITA-16 pour la production de la bière en Afrique de l'Est (Bakry et al., 2009).

Le CARBAP (Centre Africain de Recherches sur Bananiers et Plantains), situé au Cameroun, s'est spécialisé depuis plus de vingt ans dans l'amélioration des bananiers plantains (www.carbapafrika.org). Le programme du CARBAP, développé ci-dessous, vise le développement des hybrides résistants aux cercosporioses, nématodes, tolérants à la sécheresse, vigoureux, capables de s'adapter dans diverses conditions édapho-climatiques et idéalement de petite taille, avec des qualités post-récolte comparables à celles des plantains traditionnels.

1.5.4. Programme d'amélioration du plantain au CARBAP

Le CARBAP dispose de la plus grande collection générale de *Musa* au monde avec plus de 700 variétés de bananiers (*Musa* spp.) originaires de diverses régions géographiques, incluant plus de 150 cultivars de plantains (Tomekpe et al., 2011). Par l'entremise de variétés issues de ce germoplasme ex-situ, deux approches (Figure 1.4) d'amélioration conventionnelle ont permis de générer de nouveaux hybrides nains triploïdes de plantains (Tomekpe et al., 1998; Tomekpe, 2003).

La première stratégie (AAB (3x)/AA (2x)) utilisée pour la création d'hybrides tétraploïdes vise à développer en un seul croisement des génotypes tétraploïdes de plantains résistants (Tomekpe et al., 1998). Ce schéma d'amélioration est basé sur l'utilisation de l'hybride parthénocarpique M53 mis au point par le programme d'amélioration des bananiers de la Jamaïque et de ses meilleurs descendants issus d'autofécondation (AFM 53). Cet hybride a un phénotype de résistance partielle à la MRN. Le clone sauvage Calcutta 4 (*Musa acuminata* ssp. *burmanicoïdes*), très résistant à la MRN et très fertile a été utilisé pour évaluer la fertilité femelle des parents plantains. Un des produits de cette voie traditionnelle est l'hybride CRBP-39 résistant à la MRN (Noupadja et al., 2007; Noupadja et al., 2001; Sodom et al., 2010) et diffusé dans plus de 50 pays à travers *Bioversity* (Tomekpe and Jenny, 2004). Ces tétraploïdes bien que résistants et de qualité modeste, sont moins stériles avec des graines. Il faut également noter que la quasi-totalité des hybrides AAAB 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.

Face à ces nouvelles contraintes, les améliorateurs du CARBAP ont réorienté le programme d'amélioration génétique initial vers une nouvelle approche à moyen terme (AAAB(4x)/2x(AA)) de production d'hybrides monospécifiques purs *acuminata*, triploïdes et stériles. Des descendants triploïdes (3x) sont créés par hybridation entre un parent diploïde amélioré (2x) et un parent tétraploïde (4x) obtenu précédemment. L'obtention de ces hybrides triploïdes est facilitée par l'utilisation des clones *acuminata* par l'entremise de crossing over et la ségrégation. La mise en place de cette voie a permis au CARBAP de produire des hybrides AAA de type *acuminata* et des hybrides AAB dépourvus des séquences activables de BSV, dotés de résistance multiples combinées aux qualités de fruits de plantains traditionnels. L'avantage comparatif de ce type d'hybrides est qu'ils sont des triploïdes comme des cultivars naturels, plus vigoureux et plus stables. Ils possèdent également une stature de type naine puisqu'ils dérivent des rares plantains de type nain collectés dans le bassin du Congo, zone de leur diversification secondaire. Ce nouveau matériel génétique est actuellement en cours d'évaluation et de diffusion au Cameroun en collaboration avec les organisations de producteurs. Il fait également l'objet de notre travail.

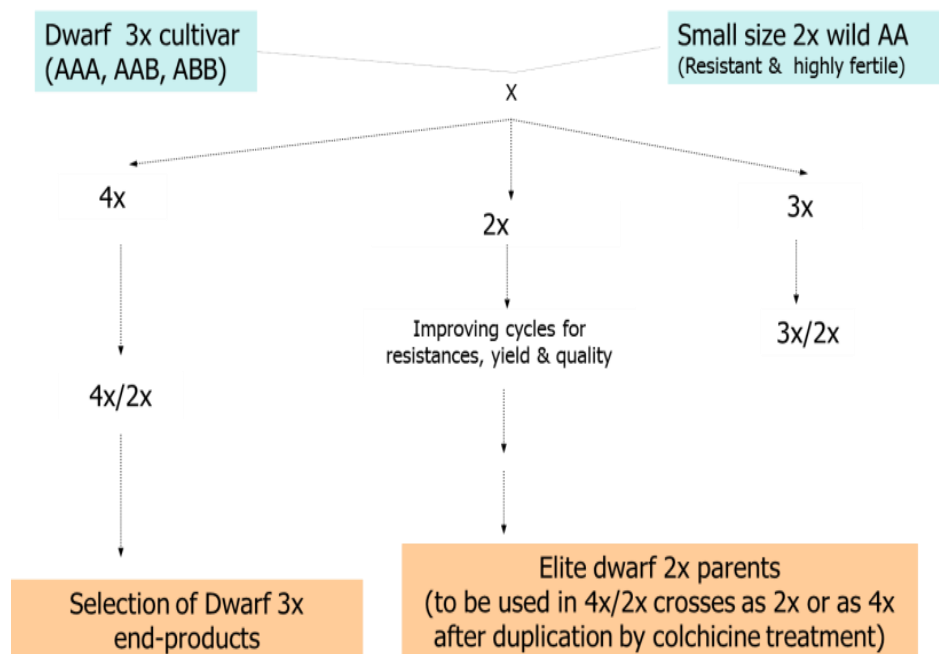


Figure 1.4. Stratégies d'amélioration du bananier plantain au CARBAP.

Parents de départ: femelles: cultivars nains ou semi-nains (3x), mâles: diploïdes 2x résistants et hautement fertiles. Hybrides de première génération: tétraploïdes (4x), diploïdes (2x), triploïdes (3x). Hybrides de deuxième génération: triploïdes (3x). (Tomekpe et *al.*, 1998; Tomekpe, 2003)

1.6. Contexte pédologique du Cameroun

1.6.1. Quelques notions importantes

Les végétaux puisent dans le sol une partie des éléments nécessaires à leur croissance et développement. Ces principaux éléments sont assimilés sous forme d'ions en solution dans le sol. A ce titre, le sol assure deux grandes fonctions vis-à-vis du végétal: il permet l'ancrage des plantes et assure leur croissance par l'approvisionnement en eau et éléments nutritifs. Ces deux fonctions sont dépendantes de l'architecture et du métabolisme du système racinaire, lequel est fortement influencé par la physique du sol (Delvaux and Guyot, 1989; Dorel, 1990; 1991; 1993; Blomme et *al.*, 1998).

Le sol constitue un milieu très hétérogène à différentes échelles. Il renferme des réserves d'eau assimilables par les plantes. Les eaux souterraines qualifient toutes les eaux se trouvant sous la surface du sol en contact direct avec le sol ou le sous-sol et qui transitent plus ou moins rapidement. L'eau de constitution correspond à des molécules d'eau entrant dans la composition chimique des roches. Cette fraction de l'eau est totalement indisponible jusqu'à ce que la roche soit altérée. L'eau liée, quant à elle, est fixée à la surface des grains du sol par des forces d'attraction moléculaire. Cette eau comprend une eau dite "hygroscopique" ou "eau adsorbée", adhérant directement au grain et ne pouvant être extraite que par dessiccation ou par un vide poussé. L'eau capillaire est soumise aux forces de tension se développant au contact de l'eau et de l'air et à l'action de la gravité. Les plantes peuvent mobiliser cette eau au niveau de leurs racines. Cette eau peut également être évaporée. L'eau gravitaire remplit les macroporosités du sol. Celle-ci va s'infiltrer et percoler jusqu'à ce qu'elle rencontre un niveau de roches plus imperméables. A cette étape, elle va s'accumuler en saturant le niveau de roches sous-jacent. Cette fraction d'eau est appelée réserve hydrologique du sol. La porosité quant à elle traduit le volume d'eau qu'un certain volume de roche peut contenir. La capacité que la roche possède à restituer l'eau qu'elle a accumulée dans sa porosité (macro et microporosité) traduit sa perméabilité.

La teneur et la mobilité de l'eau dans le sol dépendent toutefois du type et de la structure de sol. Les sols sableux ont une faible surface par gramme de sol et présentent une macroporosité importante (Taiz and Zeiger, 1998; Hopkins, 2003; Taiz and Zeiger, 2010; 2002). À l'opposé des sols argileux, les sols sableux sont lâches, bien drainés, aérés, mais ils ont une capacité de stockage en eau et en minéraux limitée (Kramer and Boyer, 1995). La capacité de rétention de l'eau par les particules des sols dépend de la teneur en limons et argiles (Ramade, 1993). Les particules de grande taille ne retiennent l'eau qu'à leur surface, tandis que les argiles l'absorbent à l'intérieur de leur réseau cristallin et la retiennent avec une très grande force capillaire.

En général, le potentiel de l'eau dans le sol est essentiellement déterminé par sa pression hydrostatique (Hopkins, 2003). Après ressuyage (drainage de l'eau excédentaire) suivant une forte pluie (48 heures), le sol présente sa capacité maximale de rétention (correspondant à l'état hydrique du sol in situ après ressuyage par gravité d'une pluie ayant saturé entièrement le solum), appelée capacité au champ ou *Field Capacity* (FC, -0.33 bar, $pF_{2.5}$). Lorsque le sol est très sec, son potentiel hydrique peut descendre en dessous du point de flétrissement permanent ou *Permanent Wilting Point* (WP, -15 bar, $pF_{4.2}$) en deçà duquel la plupart des plantes sont incapables de maintenir leur turgescence à transpiration nulle (Lambers et al., 2008). La réserve en eau du sol (RU) représente la différence entre FC et WP. Cette quantité d'eau que le sol peut absorber et restituer à la plante varie fortement avec le type de sol (Hopkins, 2003). La RU est composée pour le tiers de la réserve en eau facilement utilisable (RFU) par les plantes et le deux tiers restant représente la réserve de survie (RDU). La RFU par les racines de bananier (*Musa* spp.) se situe à $pF = 2.5$ à 3. Ainsi, les hautes teneurs en réserve en eau et le travail du sol (aération) conditionneraient la qualité du sol pour une bonne activité des racines (Lassoudière, 2007). Dans un sol qui s'assèche, les plantes commenceront à manifester les signes de déficit hydrique (DH) bien avant que WP ne soit atteint.

1.6.2. Caractéristiques principales des sols du Cameroun

Le Cameroun est en grande partie considéré comme une Afrique en miniature compte tenu de la diversification de son milieu naturel. La diversité pédologique est liée aux contrastes climatiques et topographiques. Partant de la figure 1.5, les sols du Cameroun se groupent dans quatre catégories (Sieffermann, 1959).

Le groupe des sols ferrallitiques sont de loin les plus étendus. Ils sont majoritairement localisés dans le Sud et le Centre-Cameroun où la pluviométrie est supérieure à 1200 mm/an et est répartie sur six à dix mois. Leur épaisseur peut atteindre 50 mètres (Sieffermann, 1959). Ils sont caractérisés par la présence dans la fraction argileuse de kaolinite, d'hydroxydes de fer et/ou d'alumine et sont pauvres en éléments alcalins et alcalino-terreux. Les sols ferrallitiques rouges ont un degré de fertilité limité et, moyennant une fumure appropriée, sont appréciés pour le caféier robusta, le cacaoyer et les diverses cultures vivrières. Les sols ferrallitiques jaunes sont les plus médiocres compte tenu de leur faible fertilité en éléments nutritifs. Ils se prêtent bien aux cultures du palmier et de l'hévéa à conditions d'y apporter de la matière organique et de la fumure. Les sols ferrallitiques humifères sont quant à eux relativement pauvres et sujets à des déséquilibres minéraux malgré leur taux élevé de matière organique.

Le groupe des sols ferrugineux tropicaux est représenté dans le Nord-Cameroun où la pluviométrie est comprise entre 1200 et 1000 mm/an, répartie sur cinq à six mois. Leur épaisseur est inférieure à celle des sols ferrallitiques. Ils sont caractérisés par une fraction argileuse contenant de la kaolinite associée à d'autres types de minéraux argileux et à des hydroxydes de fer, ainsi qu'une teneur en éléments alcalins et alcalino-terreux nettement supérieure à celle des sols ferrallitiques. La présence de minéraux non altérés de la roche-mère forme une réserve en bases.

Le groupe des sols hydromorphes issus de matériaux alluviaux se rencontre sporadiquement dans tout le Centre et le Sud-Cameroun. Ces sols ont des propriétés physico-chimiques très variées. Certains se

prêtent à la riziculture et aux cultures maraîchères, d'autres aux cultures industrielles. Certains de ces sols trop engorgés, demanderaient des travaux d'assainissement importants pour une rentabilité à court ou moyen terme.

Enfin, le groupe des sols jeunes regroupe les terres les plus fertiles du pays aussi bien par leurs propriétés physiques que chimiques. Ils se rencontrent dans toutes les zones climatiques du Cameroun et plus principalement dans de grandes zones de l'Ouest, Sud-Ouest, Littoral et du Centre-Cameroun qui ont été le siège d'intenses manifestations volcaniques depuis l'époque tertiaire. Ces éruptions ont été à l'origine d'importantes masses de laves et de produits de projections de roches basiques. Au Mont Cameroun, l'activité volcanique continue encore à se produire. Dans ces régions volcaniques d'âge variable, on trouve différents degrés d'altération, depuis les andosols développés sur roche-mère basaltique d'époque quaternaire (peu altérés) jusqu'aux sols ferrallitiques (fortement altérés). Des coulées de laves très vacuolaires et scoriacées ont tapissé la plaine de Moungo (Njombé et Loum en particulier), lui conférant ainsi un relief caractéristique de plateaux de lave en pente douce étendus sur plusieurs mètres d'altitude (Delvaux, 1988) Ces plateaux ont été recouverts par des dépôts éoliens de cendres, lapillis et scories (d'épaisseur considérable) qui constituent la majeure partie des matériaux originels particulièrement fertiles (Sieffermann, 1973). Les variations de l'âge du matériau originel, des facteurs climatiques, de la topographie et des modalités de dépôts des pyroclastes (cendres, lapillis, scories) sont principalement à l'origine des principales modifications locales de ces types de sols. Il est conseillé de les réserver aux cultures exigeantes et aux cultures vivrières de subsistance.

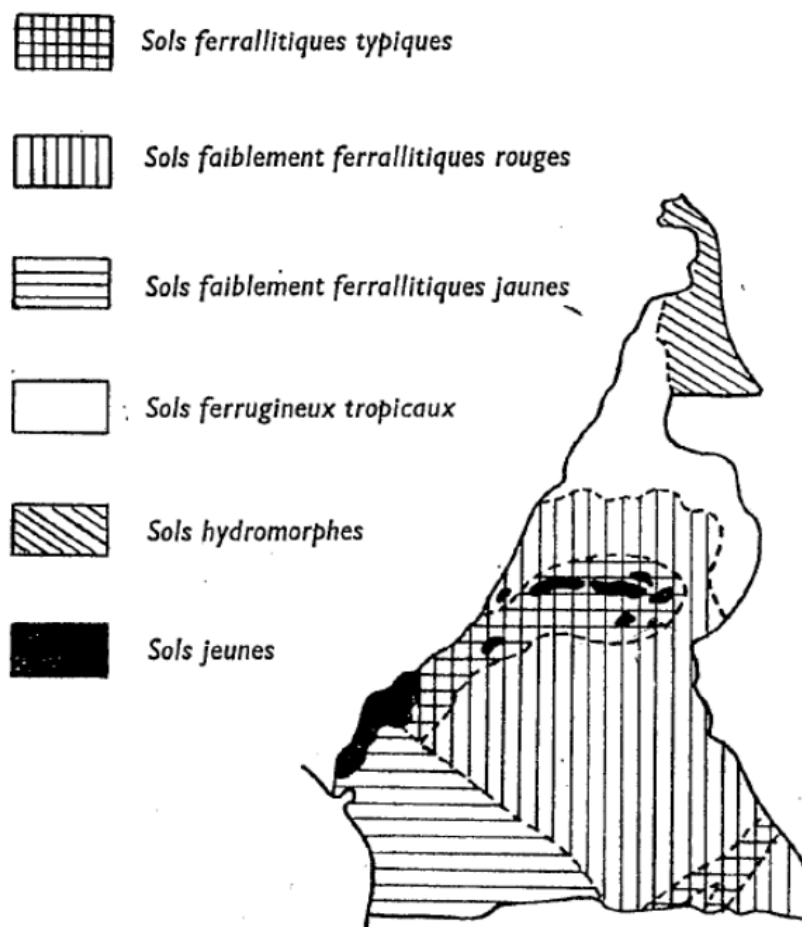


Figure. 1.5. Les grands ensembles pédologiques du Cameroun.
Adaptée de Sieffermann (1959)

1.6.3. La fertilité des sols, un élément clé de la production bananière

Le bananier est une culture hautement exigeante en éléments nutritifs (Lahav, 1995), de sorte que sa croissance dépend grandement de la fertilité du sol sur lequel il est cultivé (Henriet, 2008). Le tableau 1.3 résume les principaux critères d'évaluation des sols pour la culture du bananier (Delvaux, 1995; Sys, 1985). Dans les zones tropicales humides, la capacité du sol pour la croissance et le rendement du bananier est principalement liée aux caractéristiques physiques du sol telles que le drainage, la texture, la structure et la profondeur du sol (Delvaux, 1995; Henriet, 2008).

Tableau 1.3. Critères de bases définissant l'obtention de rendement des plantains.

Principaux paramètres	Caractéristiques des sols	
	Sols recommandés	Sols fortement limités
Climat		
Précipitations annuelles (mm)	1500 - 2000	-
Durée de saison sèche (mois)	<3	-
Température moyenne annuelle (°C)	17 - 28	-
Pente de la topographie (%)	<8	>30
Caractéristiques physiques		
Texture (particule élémentaire constitutive du sol)	argile, limon, argile+structure en bloc, argile+structure en "oxisol", sablo-limono-argileux, argileux limoneux, sablo-limoneux, limoneux	argile massive, argile+structure en "vertisol", sablo-limoneux grossier, sable, sable fin et grossier
Structure (agencement des particules élémentaires entre eux)	Volume de fragments grossiers: <15%	Volume de fragments grossiers: >55%
Caractéristiques de fertilité		
pH	4,5 – 8,5	-
CEC (cmol _c kg ⁻¹ d'argile)	>16	-
Saturation en bases (%)	>35	-
Carbone organique, 0-15 cm (%)	>1,5	-
Conductivité électrique (S/cm) ¹	<2	>6
Pourcentage de sodium échangeable	<4	>12

¹ mesurée sur extrait de saturation. CEC = capacité d'échange cationique.
Adapté de Delvaux, 1995; Sys (1985)

Les caractéristiques chimiques sont également importantes. Dans une étude réalisée sur bananier d'Afrique de l'Est (AAA-EA, Intuntu) au Rwanda, cinq régions écologiquement contrastées ont été sélectionnées sur base du type de sol et de climat (Gaidashova et *al.*, 2009). Les résultats d'analyses pédologiques de ces éco-régions ont révélé des effets significatifs sur le rendement pour la quasi-totalité des traits mesurés notamment le pH_{kcl}, les principaux cations échangeables, la CEC et la matière organique. De très faibles quantités de nutriments ont été trouvées dans les essais de fermes de la plupart des sols sur lesquels les plants affichaient de fortes difficultés de croissance. Les Nitisols et Andosols étaient plus uniformes en termes de climat (pluies et températures) et de fertilité de sol (nutriments et propriétés

physiques). Ces caractéristiques soutiennent vraisemblablement l'obtention des bons rendements observés dans ces deux éco-régions (Tableau 1.4).

Tableau 1.4. Principales propriétés physico-chimiques des sols.

Valeurs moyennes des principales propriétés physico-chimiques des sols Impacts des indicateurs de la vigueur des plants dans les différents types d'essais de fermes et éco-régions étudiés.

Eco-régions (types de sols)	pH	MO (%)		Cations échangeables (cmolc.kg ⁻¹)				CEC (cmolc.kg ⁻¹)	Indicateurs de la vigueur des plants (M±ET)			
	KCl	C	N	Ca	Mg	K	Na		Cir (cm)	Htr (cm)	Lf (cm)	NFR
Bugarama (Fluvisol/vertisol)	6,6 ^a	2,1 ^a	0,8 ^b	14,51 ^b	4,80 ^b	1,48 ^b	0,07 ^c	18,1 ^c	59,2± 7,7 ^b	393± 49,2 ^b	251± 28,1 ^a	114± 31,1 ^a
Kibungo (Nitisol)	6,3 ^b	3,5 ^a	0,1 ^a	18,68 ^a	7,39 ^a	3,21 ^a	0,11 ^b	31,0 ^a	54,7± 8,0 ^c	368± 39,3 ^c	225± 24,5 ^b	114± 31,2 ^a
Ruhengeri- Nyakinama (Andosol)	6,1 ^c	3,4 ^a	0,4 ^a	14,32 ^b	3,93 ^c	3,19 ^a	0,18 ^a	23,8 ^b	64,3± 5,9 ^a	423± 29 ^a	242± 15,1 ^a	111± 25 ^a
Gashonga (Ferralsol)	5,1 ^d	3,6 ^a	0,9 ^a	10,33 ^c	2,85 ^d	1,67 ^b	0,06 ^c	23,2 ^b	55,6± 10 ^{bc}	396± 65 ^b	221± 23,6 ^b	93± 25,3 ^b
Butare-Gitarama (Acrisol)	5,2 ^d	1,4 ^c	0,6 ^c	5,82 ^d	2,13 ^c	1,74 ^b	0,13 ^b	12,1 ^d	47,9± 10 ^d	340± 63,1 ^d	204± 27,8 ^c	87± 22,4 ^b

adapté de Gaidashova et *al.* (2009). Les valeurs d'une même colonne suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes du seuil de 5%; M=moyenne; ET=écart-type. MO = matière organique, Cir= circonférence de la plante, Htr= hauteur de la plante, Lf= longueur de la feuille, NFR= nombre de fruits par régime. La source de la classification des types de sols de IUSS-WRB (FAO), 2006

Les travaux réalisés par Delstanche (2011) au Rwanda ont également lié le potentiel de rendement du bananier à la fertilité des sols (Figure 1.6). Dans cette étude, la teneur en azote total et les déséquilibres cationiques reflétés par le K_{ech} , $Ca_{ech}/(K+Ca+Mg)_{ech}$ dans le rapport limitaient le rendement de respectivement 13 et 57%. L'acidité du sol et le déséquilibre des cations ($Ca_{ech}/(K+Ca+Mg)_{ech}$ et K_{ech}/Ca_{ech} , constituaient également un facteur limitant au niveau des poids de régime de respectivement 23 et 12% chez les plants étudiés (Figure 1.7), ce qui confirme des études antérieures en conditions contrôlées portant sur l'impact de l'acidité du sol sur les indicateurs de la vigueur et les principaux composantes de rendement du bananier (Rufyikiri et *al.*, 2000; Rufyikiri et *al.*, 2001).

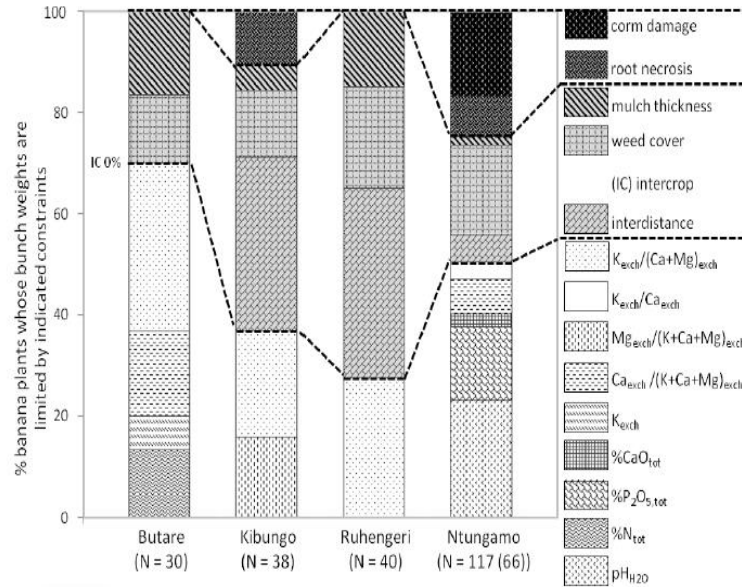


Figure 1.6. Proportion des plantes sous l'influence des différents facteurs.

Représentation graphique de la proportion des plants de bananiers dont les pondérations des poids de régimes étaient limitées par différents facteurs (caractéristiques chimiques du sol, pratiques de gestion, dommages causés par les ravageurs) selon les analyses par ligne limite. De gauche à droite: données de Butare, Ruhengeri et Kibungo, Ntungamo. Adaptée de Delstanche (2011).

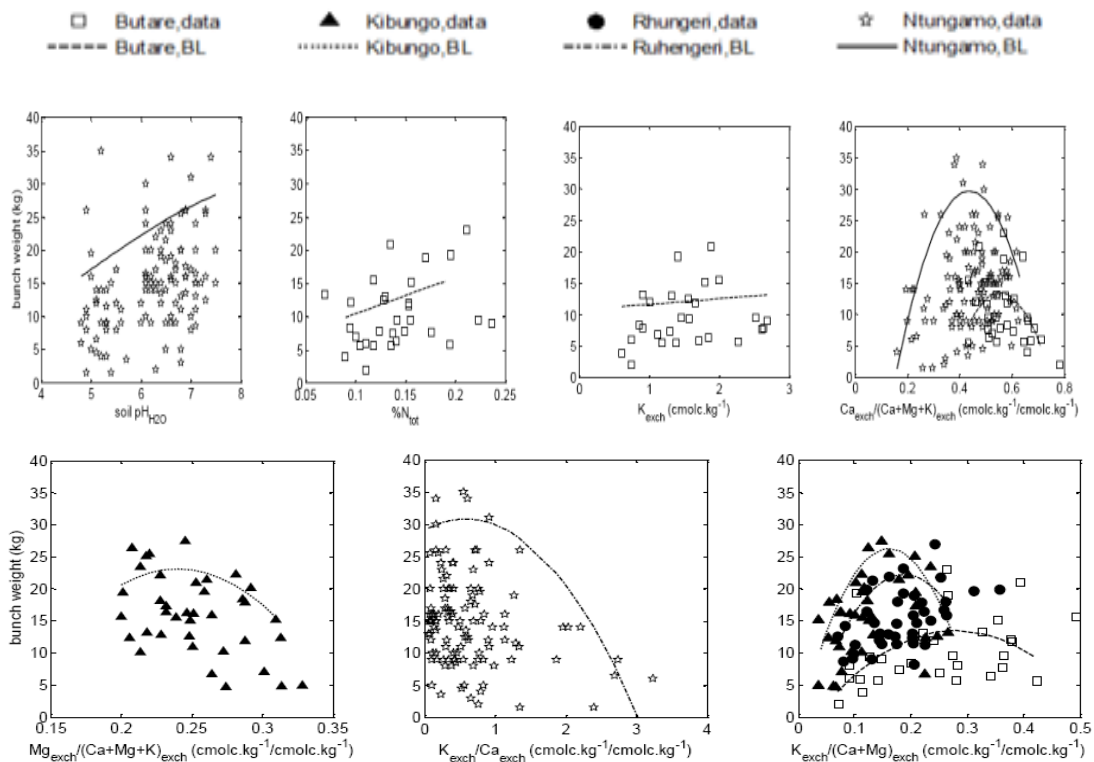


Figure 1.7. Analyses par lignes limites des poids de régimes.

Analyses par lignes limites liant les poids de régimes aux valeurs mesurées en en fonction des caractéristiques chimiques du sol (fertilité du sol). Adaptée de Delstanche (2011).

1.7. Quelques éléments de la problématique des sites péri-urbains

Les observations réalisées au niveau mondial soulignent une augmentation croissante de la proportion de la population de la planète en zones urbaines. Cette croissance pose l'approvisionnement alimentaire comme un enjeu majeur des politiques de développement afin d'assurer la sécurité alimentaire des populations concernées (Nguegang, 2008; Temple and Moustier, 2004). L'explosion est particulièrement importante dans les pays en développement en l'occurrence les populations des pays AOC. Cette augmentation a comme impact une migration accrue des populations des centres ruraux vers les villes qui devront faire face à une explosion démographique, une pénurie alimentaire, une insécurité alimentaire, une dégradation sévère de l'environnement et une diminution de la qualité de vie (FAOSTAT, 2010). Inévitablement, la pauvreté augmente plus rapidement dans les centres urbains que dans les zones périphériques (péri-urbaines). Cette pauvreté et la surpopulation urbaine, combinées aux fluctuations actuelles de climats, constituent un triptyque alarmant dont le défi essentiel réside dans la sécurité alimentaire.

Les grandes villes du Cameroun (Yaoundé, Douala, Dschang, Bafoussam...) connaissent des taux de croissance de l'ordre de 6 % par an (Gockowski, 2002). Face à ces préoccupations, les décideurs, chercheurs et autres responsables techniques se sont engagés dans la mise en œuvre de programmes visant à accroître la sécurité alimentaire et les revenus agricoles dans les sites péri-urbains basés sur plusieurs denrées vivrières dont les plantains. Le bananier-plantain, classé parmi les piliers de la sécurité alimentaire au Cameroun, constitue en effet un élément central de l'équilibre nutritionnel des populations des villes de Douala, Bafoussam et de Dschang en situation économique plus ou moins précaire. Ce pilier alimentaire occupe une place de choix par rapport aux enjeux de sécurité alimentaire des populations de ces zones bien que les revenus soient affaiblis par de nombreux facteurs (Bikoï, 1998).

La production agricole péri-urbaine se caractérise par la proximité géographique des grands marchés qui diminue les coûts de transport en comparaison à des zones rurales éloignées. Elle exige dès lors moins d'énergie et de temps dans l'acheminement des produits aux consommateurs: transport, stockage, surtout pour les produits frais. D'autres considérations sont à prendre en compte, comme la diminution des pertes post-récoltes du fait de la proximité des aires de production, ou une meilleure qualité des produits en termes de fraîcheur pour des productions périssables. Les zones péri-urbaines de Yaoundé dans un rayon approximatif de 60 kilomètres, approvisionnent 62 % de la ville en plantains, 90 % en maïs et 25 % en tomate (Dongmo, 1990). L'approvisionnement des villes en produits alimentaires frais à partir des zones frontalières représente ainsi un débouché croissant qui diversifie et augmente les revenus.

Ce constat interpelle donc le secteur agricole péri-urbain à jouer un rôle majeur dans le bien-être nutritionnel, la santé des populations et l'économie des régions concernées. Les agriculteurs péri-urbains produisent eux aussi dans un objectif d'autoconsommation, mais génèrent un surplus marchand destiné aux marchés urbains. Bien plus, une autre catégorie de jeunes agriculteurs de zones péri-urbaines investissent dans l'agriculture avec un objectif de commercialisation et emploient souvent une main-d'œuvre salariée (Temple and Moustier, 2004).

1.8. Stratégie scientifique de la thèse

La présente thèse s'inscrit dans le cadre de l'amélioration génétique du bananier plantain vers une finalité de production en sites péri-urbains dans la région d'Afrique centrale. Les objectifs de la thèse sont doubles. Le premier objectif est de caractériser l'écophysiologie de nouveaux hybrides nains de plantain issus du programme d'amélioration du CARBAP, afin d'appréhender leurs forces et faiblesses dans le contexte péri-urbain. Le second objectif est d'évaluer la diversité et l'intérêt de ce matériel pour des caractères liés au développement racinaire.

La stratégie scientifique de la thèse repose sur la combinaison d'un essai de terrain multi-site et multi-année, pour atteindre le premier

objectif, et d'expériences de courte durée en conditions contrôlées pour atteindre le second. Dans tous les essais, nous avons favorisé une approche dynamique basée sur les processus écophysiologiques (croissance, architecture, capture des ressources et composantes de rendements), avec une attention particulière au suivi de variables importantes de l'environnement (Figure 1.8). Les expériences en conditions contrôlées ont pour objectifs spécifiques d'étudier la dynamique racinaire, difficile à analyser au champ, et d'évaluer l'héritabilité pour un certain nombre de ces caractères.

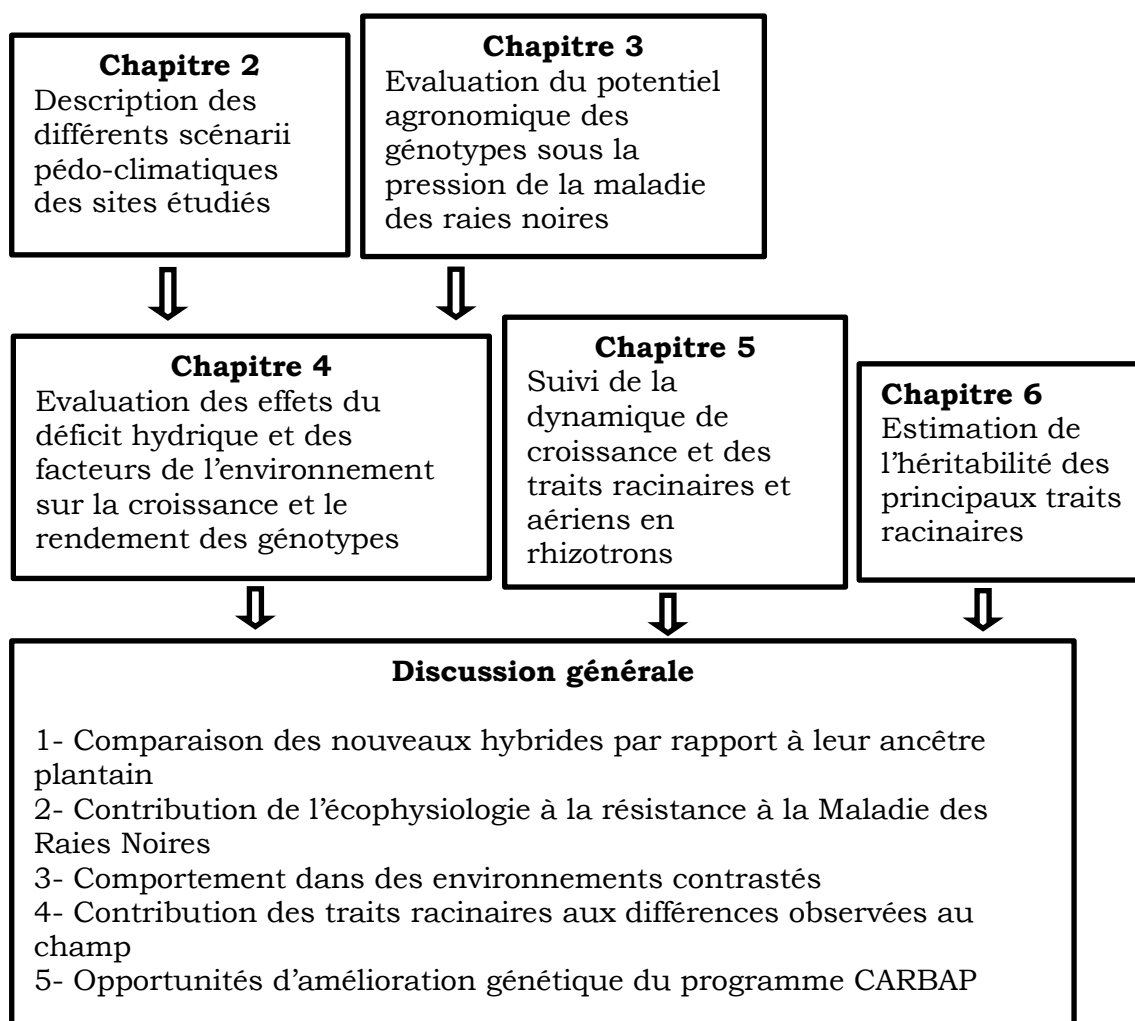


Figure 1.8. Stratégie scientifique de la thèse.

En amont de notre travail, des hybrides nains triploïdes ont été obtenus à partir des stratégies conventionnelles développées au CARBAP. Initialement, le cultivar de plantain Red Yade (3x-AAB) de taille modeste, originaire de la province du centre Cameroun a été croisé avec la variété sauvage diploïde nommée Calcutta 4 (2x-AA). À l'issue de cette

première combinaison, deux hybrides tétraploïdes codifiés CRBP-753 et CRBP-776 (4x-AAAB) résistants à la MRN ont été sélectionnés après une évaluation préliminaire en station de recherche. Les individus de cette première génération ne peuvent être diffusés car ils possèdent un génome B porteur de séquences activables du virus de la mosaïque en tirets de bananier (BSV). Ils sont également porteurs du virus de la mosaïque modérée (BanMMV) dont l'effet est fortement lié et conditionné par la présence du BSV. Ces hybrides tétraploïdes ont été croisés avec un parent diploïde DS-11 (2x-AA) amélioré par le CARBAP. DS-11 découle de la combinaison entre un hybride diploïde de plantain amélioré codifié CRBP-60 (parent maternel) résistant à la MRN et un cultivar de bananier à cuire appelé Tomolo (parent mâle). Ce dernier est très apprécié pour ces qualités physico-chimiques et culinaires.

Les hybrides triploïdes C292 et F568 faisant l'objet de ce travail sont issus des combinaisons CRBP-753/DS-11 et CRBP-776/DS-11 respectivement. L'avantage comparatif de ce type d'hybrides est qu'ils sont des triploïdes comme les cultivars traditionnels (AAA ou AAB), résistants et plus vigoureux. Ils sont en plus de petite taille. Dans notre travail, le cultivar Red Yade à l'origine des croisements est utilisé comme référence.

La partie de terrain a été réalisée sur trois sites péri-urbains très contrastés et choisis pour leurs caractéristiques pédo-climatiques (niveau de fertilité et occurrence de déficit hydrique) et pour l'incidence de la maladie des raies noires. Le choix des sites vise davantage à représenter des scénarios différents qu'à construire un dispositif factoriel. Il est donc important de noter que le dispositif expérimental n'a pas été conçu pour analyser l'effet du déficit hydrique, de la fertilité ou de la maladie des raies noires en comparant les différents sites. Le suivi dynamique de l'écophysiologie et des conditions environnementales permet cependant de caractériser les réponses des trois génotypes à des facteurs d'environnement, ce qui permet alors une analyse combinée des différents sites.

REFERENCES

- Acquarone, P. (1930). The roots of *Musa sapientum* L. United Fruit Co. Research Bull. 26, 831–868.
- AgriTrade (2013). Le commerce ACP analysé et décrypté: Note de synthèse. 11.
- Alexandrowicz, L. (1955). Etude du développement de l'inflorescence du bananier nain. I.F.A.C. Ann. 9, 35.
- Amigues, J.P., Debaeke, P., Itier, B., Lemaire, G., Seguin, B., Tardieu, F., and Thomas, A. (2006). Sécheresse et agriculture ; Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau ; Expertise scientifique collective INRA; Synthèse du rapport d'expertise 76 p.
- Araya, M., and Blanco F. (2001). Changes in the stratification and spatial distribution of the banana (*Musa* AA cv Grand Naine) root system of poor, regular, and good developed plants. J. Plant Nutr. 24, 1679–1693.
- Araya, M., Vargas, A., Cheves, A. (1998). Changes in distribution of banana (*Musa* AAA cv. Valery) roots with plant height, distance from the pseudostem and soil depth. J. Hort. Sci. Biotech. 73, 437–440.
- Aubert, B. (1968). Étude préliminaire des phénomènes de transpiration chez le bananier: Application à la détermination des besoins en irrigation dans les bananiers d'Équateur. Fruits 23, 483–494.
- Baiyeri, K.P. (1996). Water Stress Effects on Plantain (*MUSA* sp. AAB) Suckers Grown Under Varying Nitrogen and Watering Regimes. African Crop Sci. J. 4, 159–166.
- Bakry, F., Carreel, F., Horry, J.-P., Jenny, C., and Tomekpe, K. (2005). La diversité génétique des bananiers cultivés : situation actuelle et perspectives. Le Sélectionneur Français 55, 33–41.
- Bakry, F., Carreel, F., Jenny, C., and Horry, J.-P. (2009). Genetic Improvement of Banana. In Breeding Plantation Tree Crops, S. Mohan Jain, and P.M. Priyadarshan, eds. pp. 3–50.
- Bakry, F., Carreel, F., Caruana, M.L., Côte, F., Jenny, C., Tézenas Du Montcel, H. (1997). Les bananiers. In L'amélioration Des Plantes Tropicales, D. Charrier, A., Jacquot. M, Hamon. S, Nicolas, ed. (Montpellier, CIRAD), pp. 109–139.
- Barbosa Cavalcante, M. de J. (2009). Imagerie cellulaire de l'interaction *Musa acuminata* - *Mycosphaerella fijiensis*. MONTPELLIER SUPAGRO 146 p p.
- Barker, W.G., and Steward, F.C. (1962). Growth and Development of the Banana Plant: II. The Transition from the Vegetative to the Floral Shoot in *Musa acuminata* cv. Gros Michel. Ann. Bot. 26, 413–423.
- Beugnon, M., Champion, J. (1966). Etude sur les racines du bananier. Fruits (Paris) 21, 309–327.
- Bikoï, A. (1998). Les productions bananières au Cameroun: étude de cas. In Bananas and Food Security - Les Productions Bananières: Un Enjeu Économique Majeur Pour La Sécurité Alimentaire, C. Picq, E. Fouré, and E.A. Frison, eds. (Douala, Cameroon), pp. 89–99.

- Blomme, G. (2000). The interdependance of root and shoot development in banana (*Musa* spp.) under field condtions and the influence of different biophysical factors on this relationship. Katholieke Universiteit Leuven 183 p.
- Blomme, G., Draye, X., Rufuikiri, G., Declerck, S., De Waele, D., Tenkouano, A., and Swennen, R. (1999). Progress in understanding the roots of *Musa* spp. In In Networking Banana and Plantain: INIBAP Annnnual Report 1999., (INIBAP, Montpellier, France), pp. 14–19.
- Blomme, G., Swennen, R., and Ortiz, R. (2006). Root system and shoot growth of banana (*Musa* spp.) in two agro-ecological zones in Nigeria. *InfoMusa* 15, 18–23.
- Blomme, G., Tengels, K., Blanckaert, I., Sebuwufu, G., Swennen, G., and Tenkouano, A. (2005). Methodologies for roots system assessment in bananas and plantains (*Musa* spp.). *InfoMusa* 12, 24–29.
- Blomme, G., Teugels, K., Blanckaert, I., Sebuwufu, G., and Swennen, R. (2003). Methodologies for root system assessment in bananas and plantains (*Musa* spp). In Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management. Proceeding of an Anternational Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003, D.W. Turner, and F.E. Rosales, eds. (INIBAP, Montpellier, France), pp. 43–57.
- Blomme, G., Turyagyenda, L., Soka, G., and Swennen, R. (2008). Changes in leaf lamina shape and size during banana shoot development. *J. Appl. Biosci.* 8, 280–287.
- Blomme, G. & Ortiz, R. (1996). Preliminary assessment of root systems in *Musa*. *MusAfrica* 10, 14–18.
- Blomme, G., Swennen, R., and Tenkouano, A. (1998). Effet de la densité brute du sol sur le développement racinaire et global de plants de six variétés de bananier. *InfoMusa* 11, 38–40.
- Blomme, G., Swennen, R., et Tenkouano, A. (1999). Evaluation de la variabilité des caractéristiques du système racinaire du bananier (*Musa* spp.) selon le groupe génomique et le degré de ploïdie. *InfoMusa* 9, 4–7.
- Blomme, G., Swennen, R., Vuylsteke, D. (2001). Estimation du développement des racines à partir des caractéristiques des parties aériennes chez les bananiers et les bananiers plantains (*Musa* spp.). *InfoMusa* 10, 15–17.
- Bohnert, H.J., Nelson, D.E., and Jensen, R. G. (1995). Adaptations to Environmental Stresses. *Plant Cell* 7, 1099–1111.
- Bohnert, H. J., and Jensen, R.G. (1996). Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* 14, 89–97.
- Boyer, J.S. (1982). Plant productivity and environment. *Science* 218, 443–448.
- Burt, P.J.A., Rutter, J., and Gonzalez, H. (1997). Short distance windborne dispersal of the fungal pathogens causing Sigatoka diseases in banana and plantain. *Plant Pathol.* 46, 451–458.
- Carlier, J., de Waele, D., and Escalent, J.-V. (2003). Evaluation globale de la résistance des bananiers à la fusariose, aux maladies foliaires causées par *Mycosphaerella fijiensis* spp. et aux nématodes (Montpellier, France) 57 p.

- Carreel, F. (1994). Etude de la diversité génétique des bananiers (genre *Musa*) à l'aide des marqueurs RFLP. Paris, INA-PG 99 p. p.
- Cayón S. G. (2001). The evolution of photosynthesis, transpiration and chlorophyll during the development of leaves of plantain (*Musa* AAB Simmonds). *InfoMusa* 10, 12–15.
- Champion, J. (1963). Le bananier (Paris, France) 263 p. p.
- Champion, J. (1967). Les Bananiers et leur culture. Tome 1. Botanique et génétique des bananiers (Paris, France).
- Champion, J. and Sioussaram, D. (1970). L'enracinement du bananier dans les conditions de la station de Neufchâteau (Guadeloupe). *Fruits* 25, 847–859.
- Champion, J. et Olivier, P. (1961). Etudes préliminaires sur les racines de bananier. *Fruits* 16, 371–374.
- Chandler, S. (1995). The nutritional value of bananas. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Springer Netherlands), pp. 468–480.
- Churchill, A.C.L. (2011). *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana: progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development, and the challenges of control. *Mol. Plant Pathol.* 12, 307–328.
- Cordeiro, Z.J.M. (2000). Banana. Produção: Aspectos Técnicos (Embrapa, Brasília) 143 p.
- Craenen, K., and Ortiz, R. (1998). Influence of black Sigatoka disease on the growth and yield of diploid and tetraploid hybrid plantains. *Crop Prot.* 17, 13–18.
- Delstanche, S. (2011). Drivers of soil fertility in smallholder banana systems in the African Great Lakes Region. Université Catholique de Louvain, Belgium 490 p.
- Delvaux, B. (1988). Constituants et propriétés de surface des sols dérivés de pyroclastes basaltiques du Cameroun occidental: Approche génétique de leur fertilité. Université Catholique de Louvain, Belgique 335 p.
- Delvaux, B. (1995). Soils. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (CHAPMAN & HALL), pp. 230–257.
- Delvaux, B., Guyot, P. (1989). Caractérisation de l'enracinement du bananier au champ. Incidences sur les relations sol-plante dans les bananeraies intensives de la Martinique. *Fruits* 44, 633–647.
- Dessaw, D. (1988). Etude des facteurs de stérilité du bananier (*Musa* spp.) et des relations cytotaxonomiques entre *M. acuminata* Colla et *M. balbisiana* Colla. *Fruits* (Paris) 45, 615–638.
- Dongmo, J.L. (1990). Approvisionnement alimentaire de Yaoundé. Université de Yaoundé 229 p. p.
- Doré, C., Varoquaux, F. (2006). Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées (Versailles) 812 p. p.
- Dorel, M. (1990). Soil physics problems in banana plantations. *Fruits* (spéc.): 94–97.
- Dorel, M. (1993). Growing banana on an andosol in Guadeloupe: effect of soil compaction. *Fruits* (FRA) 48, 83–88.

- Dorel, M. (1991). Soil preparation problems in banana plantations. The case of halloysite soils. *Fruits* 46, 419–427.
- De Dorlodot, S. (2007). Root system architecture: a genetic analysis in rice. Université Catholique de Louvain, Belgique 324 p.
- Draye, X. (2002). Banana Roots: Architecture and Genetics. In *Plant Roots: The Hidden Half*, Third Edition. Revised and Expanded, L. Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, ed. (CRC Press), pp. 399–423.
- Draye, X., Lecompte, F., and Pagès, L. (2003). Distribution of banana roots in time and space: new tools for an old science. In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management*. Proceedings of an International Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003, F.E. Turner, D.W. and Rosales, ed. pp. 58–74.
- Eckstein, K., Robinson, J.C. and, and Fraser, C. (1996). Physiological responses of banana (*Musa* AAA; Cavendish sub-group) in the subtropics. V. Influence of leaf tearing on assimilation potential and yield. *J. Hortic. Sci.* 71, 503–514.
- Ekanayake, I. J., Ortiz, R., and Vuylsteke, D.R. (1994). Influence of leaf age, soil moisture, VPD and time of day on leaf conductance of various *Musa* genotypes in a humid forest-moist savanna transition site. *Ann. Bot.* 74, 173–178.
- FAOSTAT (2014). http://faostat3.fao.org/faostatgateway/go/to/download/Q/*/E, co; consulted on 13 march, 2014.
- Fawcett, W. (1921). *The Banana*. Duckworth Co. , London.
- Fouré, E., and Tomekpe, K. (1995). Bananiers, Sensibilité variétale et déterminisme génétique des résistances à la cercosporiose noire des bananiers. In *Simposio CIRAD/CATIE Mejoramiento Genético Y Desarrollo de Los Cultivos Tropicales*, p. 106 p.
- Fu, G., Huang, S., Ye, Y., Wu, Y., Cen, Y., Lin, S. (2010). Characterization of a bacterial biocontrol strain B106 and its efficacies in controlling banana leaf spot and post-harvest anthracnose disease. *Biol. Control* 55, 1–10.
- Fullerton, R.A. (1994). Sigatoka Leaf Diseases. In *In: Compendium of Tropical Fruit Disease*, R.C. Ploetz, G.A. Zentmyer, W.T. Nishijima, K.G. Rohrbach, and H.D. (Eds. . Ohr, eds. (APS Press), pp. 12–13.
- Gaidashova, S., Van-Asten, P., Delvaux, B., and De Waele, D. (2009). Relationship between soil properties, crop management, plant growth and vigour, nematode occurrence and root damage in East African Highland banana-cropping systems: a case study in Rwanda. *Nematology* 11, 883–894.
- Ganry, J. (1973). Etude du developpement du systeme foliaire du bananier en fonction de la temperature. *Fruits* 28, 499–516.
- Ganry, J. (1980). Action de la température et du rayonnement d'origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles du bananier (*Musa acuminata* Colla) - Application à l'étude du rythme de developpement de la plante et relation avec la productivité. Université Paris VII, France 331 p.
- Gate, P. (1995). *Ecophysiologie du blé* (Paris).

- Gockowski, J. (2002). Intensification de la production horticole dans la périphérie urbaine de Yaoundé. In *Agriculture Périurbaine En Afrique Subsaharienne*, IITA-HFS, ed. (Cameroun),.
- Godefroy, J. (1969). Le développement des racines du bananier dans divers sols: Relation avec la fertilité. *Fruits* 24, 101–104.
- Godefroy, J., Lassoudière, A., Rutunga, V., Sebahutu, A. (1992). Caractéristiques des parties aériennes et du système racinaire des bananiers triploïdes “AAA”, sous-groupe bananes à bière de l’Afrique de l’Est, cultivés au Rwanda. *Fruits (FRA)* 47, 277–280.
- Goldberg, A. (1989). Classification, Evolution, and Phylogeny of the Families of Monocotyledons. *Smithson. Contrib. Bot.* 71, 1–73.
- Gousseland, J. (1983). Etude de l’enracinement et de l’émission racinaire du bananier “Giant Cavendish” (*Musa acuminata* AAA, sous-groupe Cavendish) dans les andosols de la Guadeloupe. *Fruits* 38, 611–623.
- Hallman, D. (1995). The world banana economy. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Springer Netherlands), pp. 509–533.
- Harper, G., Dahal, G., Thottappilly, G., Hull, R. (1999). Detection of episomal banana streak badnavirus by IC-PCR. *Journal Virol. Methods* 79, 1–8.
- Hartman, A.N., Kieffer, A.R., Gorman, G.F., and Harvey, F.W. (1928). Banana root studies. A preliminary report on investigations made at Tela, Honduras 803–816 p.
- El Hassani, T. A., Persoons, E. (1994). *Agronomie moderne: Bases physiologiques et agronomiques de la production végétale* (Montréal (Québec) [Canada]) 544 p.
- Henriet, C. (2008). Silicon in banana (*Musa* spp.): a soil-plant system approach. Université Catholique de Louvain 249 p.
- Heslop-Harrison, J.S., and Schwarzacher, T. (2007). Domestication, genomics and the future for banana. *Ann. Bot.* 100, 1073–1084.
- Hoffmann, H. P., Turner, D.W. (1993). Soil water deficits reduce the elongation rate of emerging banana leaves but the night/day elongation ratio remains unchanged. *Sci. Hortic.* 54, 1–12.
- Hopkins, W.G. (2003). *Physiologie végétale* (De Boeck Supérieur) 515 p.
- Jones D. (1995). La Sigatoka Negra en Venezuela. *Infomusa* 4, 13–14.
- Kablan, A.L. (2012). Effet protecteur du silicium sur la tolérance du bananier à deux maladies fongiques. Université catholique de Louvain 237 p.
- Kablan, L., Lagauche, A., Delvaux, B., and Legrève, A. (2012). Silicon Reduces Black Sigatoka Development in Banana. *Plant Dis.* 96, 273–278.
- Kallarackal, J., Milburn, J.A. Baker, D.A. (1990). Water relations of the banana. III. Effects of controlled water stress on water potentiel, transpiration, photosynthesis and leaf grown. *Aust. J. Plant Physiol.* 17, 79–90.
- Kramer, P.J., and Boyer, J.S. (1995). *Water relations of Plants and Soils* (San Diego) 482 p.
- Krishnamoorthy, V., Kumar, N., Angappan, K., Soorianathasundaram, K. (2004). Evaluation of new banana hybrids against Sigatoka disease. *InfoMusa (FRA)* 13, 25–27.

- Kwa, M. (1993). Architecture, morphogenèse et anatomie de quelques cultivars de bananiers. Université de Montpellier II 286 p.
- Lahav, E. (1995). Banana nutrition. In Bananas and Plantains, S. Gowen, ed. (London: CHAPMAN & HALL), pp. 258–316.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., and Pons, T.L. (2008). Plant Physiological Ecology (New York, USA: Springer Science + Business Media, LLC) 604 p. p.
- Lassois, L., Busogoro, J.-P., and Jijakli, H. (2009). La banane: de son origine à sa commercialisation. Rev. Biotechnol. Agron. Société Environ. 13, 575–586.
- Lassoudière, A. (1971). La croissance des racines du bananier. Fruits 26, 501–512.
- Lassoudière, A. (1978). Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier Poyo en Côte d'Ivoire. Fruits 33, 293–338.
- Lassoudière, A. (2007). Le bananier et sa culture (Paris, France) 383 p.
- Lassoudière, A. (2012). Le bananier, Un siècle d'innovations techniques 376 p.
- Lassoudière, A. (1980). Matière végétale élaborée par le bananier Poyo depuis la plantation jusqu'à la récolte du deuxième cycle. Fruits 35, 405–446.
- Lavigne, C. (1987). Contribution à l'étude du système racinaire du bananier. Mise au point de rhizotrons et premiers résultats. Fruits (Paris) 42, 265–271.
- La ville, E. (1964). Etude de la mycoflore des racines du bananier "Poyo." Fruits 19, 435–449.
- Leclerc, J.-C. (1999). Ecophysiologie végétale (Université de saint-Etienne) 283 p.
- Lecompte, F. (2002). Mise en place de l'architecture racinaire du bananier dans un andosol: effets des contraintes physiques liées au compactage. Paris-Grignon 111 p.
- Lecompte, F. (2004). Mise en place de l'architecture racinaire du bananier dans un andosol: effets des contraintes physiques liées au compactage. InfoMusa 13, 41.
- Lecompte, F., Ozier-lafontaine, H., and Pagès, L. (2001). The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. Plant Soil 236, 19–31.
- Lecompte, F., Pagès, L., and Ozier-Lafontaine, H. (2005). Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system. New Phytol. 167, 841–850.
- Lescot, T. (2007). Les dossiers de Fruitrop: la diversité génétique des bananiers. FruitTrop 45, Mai, p28.
- Lheureux, F. (2002). Etude des mécanismes génétiques impliqués dans l'expression des séquences EPRVs pathogènes des bananiers au cours de croisements génétiques interspécifiques. ENSAM, Montpellier (FRA) 109 p.
- Lomas, J., and Shashoua, Y. (1970). The effect of low temperatures on banana yields. Int. J. Biometeorol. 14, 155–165.
- Lorch, J. (1958). Analysis of windbreak effects. Bull. Res. Counc. Isr. 6D, 211–220.
- Lu, P., Woo, K.-C., and Liu, Z.-T. (2002). Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. J. Exp. Bot. 53, 1771–1779.

- Lutts, S., and Kinet, J.-M. (1998). Les effets des stress sur la croissance et le développement: Vue synoptique. *Bull. La Société R. Des Sci. Liège* 67, 117–136.
- Marín, D. H., Romero, R. A., Guzmán, M. and Sutton, T. B. (2003). Black sigatoka: An increasing threat to banana cultivation. *Plant Dis.* 3, 208–222.
- Martinez, G. (1996). Situación actual de la Sigatoka-negra en Venezuela. *Infomusa* 6, 16–17.
- Martinez, J.A. (1988). Os perigos da Sigatoka Negra. *Toda Fruta* 23, 14–16.
- Mohan, N.K., and Madhava Rao, V.N. (1984). The effect on plant density on the banana root system. *South Indian Hortic.* 32, 254–257.
- Monnet, J. et Charpentier, J.-M. (1964). Le diamètre des racines adventives primaires des bananiers en fonction de leur degré de polyploïdie. *Fruits* 20, 171–173.
- Monneveux, P. (1991). Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d' hiver? In *L'amélioration Des Plantes Pour L'adaptation Aux Milieux Arides*, AUPELF-UREF. John Libbey, ed. pp. 165–186.
- Moreau, B. & Le Bourdellès, J. (1963). Etude du système racinaire du bananier « Gros Michel » en Equateur. *Fruits* 18, 71–74.
- Mouliom-Pefoura, A., Foko, J., A., and Fontem, D.A. (1996). Comparison of Development of *Mycosphaerella fijiensis* and *Mycosphaerella musicola* on Banana and Plantain in the various Ecological zones in Cameroon. *Plant Dis.* 80, 950–954.
- Mouliom-Pefoura, A., and Mourichon, X. (1990). Développement de *Mycosphaerella musicola* (maladie de Sigatoka) et *M. fijiensis* Morelet (maladie des raies noires) sur les bananiers et plantains. Etude du cas particulier des productions d'altitude. *Fruits* 45, 17–24.
- Mourichon, X. (2003). Analyse du risque phytosanitaire (France).
- Mourichon, X., Carlier, J., and Fouré, E. (1997). Les cercosporioses : maladie des raies noires (cercosporiose noire) ; maladie de Sigatoka (cercosporiose jaune) (Montpellier, France) 4 p.
- Mukasa, H.H., Ocan, D., Rubaihayo, P.R., and Blomme, G. (2005). Estimation de la taille du système racinaire par carottage. *InfoMusa* 14, 21–23.
- Nguegang, P.A. (2008). L'agriculture urbaine et périurbaine à Yaoundé : analyse multifonctionnelle d'une activité montante en économie de survie. Université Libre de Bruxelles 189 p.
- Nilsen, E.T., and Orcutt, D.M. (1996). Physiology of plants under stress. Abiotic factors (John Wiley and Sons) 689 p.
- Noupadja, P., Tchango chango, J., Abadie, C., and Tomekpé, K. (2001). Evaluation de cultivars exotiques de bananiers au Cameroun. *Cah. Agric.* 10, 19–24.
- Noupadja, P., Tomekpe, K., and Youmbi, E. (2007). Évaluation d'hybrides tétraploïdes de bananiers plantains (*Musa* spp.) résistants à la maladie des raies noires créés au Cameroun. *Fruits* 62, 77–88.

- Nwauzoma, A.B., Tenkouano, A., Crouch, J.H., Pillay, M., Vuylsteke, D., and Kalio, L.A.D. (2002). Yield and disease resistance of plantain (*Musa* spp., AAB group) somaclones in Nigeria. *Euphytica* 123, 323–331.
- Onautshu Odimba, D. (2013). Caractérisation des populations de *Mycosphaerella fijiensis* et épidémiologie de la cercosporiose noire du bananier (*Musa* spp.) dans la région de Kisangani (RDC). Université Catholique de Louvain 309 p. p.
- Ortiz, R. (1995). *Musa* genetics. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 84–109.
- Ortiz, R., Vulysteke, D., Ferris, R.S.B., Okoro, J.U., N’Guessan, A., Hemeng, O.B., Yeboah, D.K., Afreh-Nuamah, K., Ahiekpon, E.K.S., Fourê, E., et al. (1997). Developing new plantain cultivars for Africa. *Plant Var. Seeds* 10, 39–57.
- Parlevliet, J.E., and van Ommeren, A. (1975). Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. II Relationship between field trials, microplot tests and latent period. *Euphytica* 24, 293–303.
- Perrier, X., De Langhe, E., Donohue, M., Lentfer, C., Vrydaghs, L., Bakry, F., Carreel, F., Hippolyte, I., Horry, J.-P., Jenny, C., et al. (2011). Multidisciplinary perspectives on banana (*Musa* spp.) domestication. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, pp. 11311–11318.
- Pillay, M., and Tripathi, L. (2007). Banana Breeding. In *Breeding Major Staples*, E. Kang, M.S., Priyadarshan, P.M., ed. (New York, USA: Blackwell Science), pp. 393–428.
- Ploetz R. (2004). Diseases and pests: A review of their importance and management. *InfoMusa* 13, 11–16.
- Popenoe, W. (1941). Banana culture around the Caribbean. *Trop. Agric. Trinidad* 18, 8–12 and 33–38.
- Price, N.S. (1995). Banana morphology – part I: roots and rhizomes. In *Bananas and Plantains*, Gowen, S., ed. (London, United Kingdom: Chapman & Hall), pp. 179–189.
- Ramade, F. (1993). Dictionnaire encyclopédique de l’écologie et des sciences de l’environnement (Paris, France: Techniques industrielles et sciences de l’ingénieur) 1100 p.
- Ravi, I., Uma, S., Vaganan, M.M., and Mustaffa, M.M. (2013). Phenotyping bananas for drought resistance. *Front. Physiol.* 4, 1–15.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., and Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161, 1189–1202.
- Rieux, A. (2011). Etude des processus de dispersion et des flux géniques chez un champignon phytopathogène: le cas de *Mycosphaerella fijiensis* à l’ échelle d’un bassin de production Camerounais. *Montpellier SupAgro* 188 p.
- Riopel, J. L. and Steeves, T.A. (1964). Studies on the root of *Musa acuminata* cv Gros Michel: I. The anatomy and development of mains roots. *Ann. Bot.* 28, 475–495.

- Robin, J. & Champion, J. (1962). Etudes des émissions des racines de la variété du bananier "Poyo." *Fruits* 17, 93–94.
- Robinson, J.C. (1985). Root depth in bananas. *Citrus Subtrop. Fruit Res. Inst. Inf. Bull.* 155, 6–8.
- Robinson, J.C. (1987). Root growth characteristics in banana. *ITSC Inf. Bull.* 183, 7–9.
- Robinson, J.C., Alberts, A.J. (1989). Seasonal variations in the crop water-use coefficient of banana (cv. "Williams") in the subtropics. *Sci Hort* 40, 215–225.
- Roumen, E.C. (1992). Small differential interactions for partial resistance in rice cultivars to virulent isolates of the blast pathogen. *Euphytica* 64, 143–148.
- Roux, N., Baurens, F.-C., Dolezel, E.H.I., Heslop-harrison, P., Town, C., Sasaki, T., Matsumoto, T., Remy, S., Souza, M., and Lagoda, P. (2008). Genomics of Banana and Plantain (*Musa* spp.), Major Staple Crops in the Tropics. In *Genomics of Tropical Crop Plants*, E. Moore, P.H., Ming, R., ed. (Springer, New York), pp. 83–111.
- Rufyikiri, G., Dufey, J.E., Nootens, D., and Delvaux, B. (2001). Effect of aluminium on bananas (*Musa* spp.) cultivated in acid solutions. II. Water and nutrient uptake. *Fruits* 56, 3–14.
- Rufyikiri, G., Nootens, D., Dufey, J.E., and Delvaux, B. (2000). Effect of aluminium on bananas (*Musa* spp.) cultivated in acid solutions. I. Plant growth and chemical composition. *Fruits (Paris)* 55, 367–379.
- Sadom, L., Tomekpé, K., Folliot, M., and Côte, F.-X. (2010). Comparaison de l'efficacité de deux méthodes de multiplication rapide de plants de bananier à partir de l'étude des caractéristiques agronomiques d'un hybride de bananier plantain (*Musa* spp.). *Fruits* 65, 3–9.
- Shepherd, K. (1992). L'amélioration du bananier, histoire et méthode 1 p.
- Sieffermann, G. (1959). Premières déterminations des minéraux argileux des sols du Cameroun. In *Conférence Interafricaine Des Sols*, 3, Dalaba (GIN), CCTA, ed. (IRD, France), pp. 139–150.
- Sieffermann, G. (1973). Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun: variations pédologiques et minéralogiques du milieu équatorial au milieu tropical (Paris, France: MEMOIRES ORSTOM, 66) 153 p. p.
- Simmonds, N.W. (1962). *The Evolution of the Bananas* 170 p. p.
- Simmonds, N.W. (1966). *Bananas* (Londres, Longmans, Green and Co ltd).
- Simmonds, N.W., and Shepherd, K. (1955). The taxonomy and origins of the cultivated bananas. *J. Linn. Soc. London, Bot.* 55, 302–312.
- Soto, M. (1985). *Bananos cultivo y comercialización* (LIL. Sa n José) 648 p.
- Speijer, P.R., and De Waele, D. (1997). Evaluation du matériel génétique de *Musa* pour la résistance aux nématodes. *Guid. Tech. Inibap* 47.
- Stoffelen, R. (2000). Early screening of *Eumusa* and *Australimusa* bananas against root-lesion and root-knot nematodes. K.U. Leuven, Belgique.
- Stover, R.H. (1972). *Banana, plantain, and abaca diseases* (Commonwealth Mycol. Inst., Kew, Surrey, England.) 316 p.
- Stover, R.H. (1980). Sigatoka leaf Spots of bananas and plantain. *Plant Dis.* 64, 750–756.

- Stover, R.H., Simmonds, N.W. (1987). Bananas 468 p.
- Suman, R. (1996). Sigatoka Negra: Doença da Bananeira 12p p.
- Summerville, W.A.T. (1944). Studies on nutrition as qualified by development in *Musa cavendish* L. Queensl J. Agric. Sci.
- Summerville, W. A. T. (1939). Root distribution of the banana. Queensl. J. Agric. Sci. 52, 376–392.
- Swennen, R. (1984). A physiological study of the suckering behaviour in plantain (*Musa* cv. AAB). KULeuven, Belgium 180 p.
- Swennen, R., De Langhe, E., Janssen, J., &, and Decoene, D. (1986). Study of the root development of some *Musa* cultivars in hydroponics. *Fruits* 41, 515–524.
- Sys, C. (1985). Land Evaluation. In Administration Générale de La Coopération Au Développement, (Brussels), pp. 319–322.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (1998). *Plant Physiology* (Sunderland: Sinauer Associates, Sunderland, MA) 792 p. p.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (2002). *Plant Physiology* (Sinauer Associates Inc Publishers Massachusetts) 690 p. p.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology* (Sunderland: Mass Sinauer Associates: Sinauer Associates, Sunderland, MA) 782 p. p.
- Taylor, S. E. and Owen, J. S. (1972). Some Implications of Leaf Tearing in *Musaceae*. *Ecology* 53, 143–149.
- Temple, L., and Moustier, P. (2004). Les fonctions et contraintes de l'agriculture périurbaine de quelques villes africaines (Yaoundé, Cotonou, Dakar). *Cah. Agric.* 13, 15–22.
- Thomas, D.S., and Turner, D.W. (2001). Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 90, 93–108.
- Thomas, D.S., Turner, D.W., and Eamus, D. (1998). Independent effects of the environment on the leaf gas exchange of three banana (*Musa* sp.) cultivars of different genomic constitution. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 75, 41–57.
- Tomekpe, K. (2003). Stratégies d'amélioration du plantain au CARBAP.
- Tomekpe, K., Kwa, M., Dzomeku, B.M., and Ganry, J. (2011). CARBAP and innovation on the plantain banana in Western and Central Africa. *Int. J. Agric. Sustain.* 9, 264–273.
- Tomekpe, K., Aboiron, E. Noupadja, P. & Fouré, E. (2000). Plantain breeding at CRBP: strategies, results and outlook. In Proceedings of the First International Conference on Banana and Plantain for Africa, Kampala, Uganda, 14-18 October 1996. *Acta Horticulturae* 540, pp. 177–183.
- Tomekpe, K., Jenny, C., E.J.-V. (2004). A review of conventional improvement strategies for *Musa*. *InfoMusa* 13, 2–6.
- Tomekpe, K., Noupadja, P., Abadie C., Aboiron, E.-J. and Tchango Tchango, J. (1998). Genetic improvement of plantains at CRBP: performance of black sigatoka resistant plantain hybrids. In Seminario Internacional Sobre Produccion de Platano, R.G.B. Cardona, M.J.G., Belalcazar Carvajal, S., Cayon Salinas, D.G. & Isaza, ed. (CORPOICA, Armenia, Columbia.), pp. 45–50.

- Turner, D.W. (1971). The effects of climate on the rate of banana leaf production. *Trop. Agric. (Trinidad)* 48, 283–287.
- Turner, D.W. (1972). Banana plant growth. 1. Gross morphology. *Aust J Exp Agr* 12, 209–215.
- Turner, D.W. (1979). Growth and mineral nutrition of the banana - an integrated approach. Macquarie University, Sydney 518 p. p.
- Turner, D.W. (1994). Banana and plantain. In *Environmental Physiology of Fruit Crop*, pp. 206–229.
- Turner, D.W. (1998). Ecophysiology of bananas: The generation and functioning of the leaf canopy. *Acta Hort.* 490, 211–222.
- Turner, D.W. (2003). Bananas-response to temperature. *Agric. Aust. Ag Fact.* 1–3.
- Turner, D.W., and E. Lahav (1985). Temperature influences nutrient absorption and uptake rates of bananas grown in controlled environments. *Sci. Hortic.* 26, 311–322.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2008). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Most* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1983). The Growth of Banana Plants in Relation to Temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 43–53.
- Turner, D.W., and Thomas, D.S. (1998). Measurements of plant and soil water status and their association with leaf gas exchange in banana (*Musa* spp.): a laticiferous plant. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 77, 177–193.
- Turner, D. W. (1987). Nutrient supply and water use of bananas in a subtropical environment. *Fruits* 42, 89–93.
- Turner, D. W. (1995). The response of the plant to the environment. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Chapman & Hall), pp. 207–229.
- Vakili, N.G. (1968). Response of *Musa acuminata* species and edible cultivars to infection by *Mycosphaerella musicola*. *Trop. Agr.* 45, 13–22.
- Valsamma, M., and Arvindakshan, M., Valsalakumari, P.K. & Parameswaran, N.K. (1987). Root distribution of banana cultivars under rainfed condition. *South Indian Hortic.* 35, 334–338.
- Van-Asten, P.J.A., Fermont, A.M., and Taulya, G. (2011). Drought is a major yield loss factor for rainfed East African highland banana. *Agric. Water Manag.* 98, 541–552.
- Van-den-Houwe, I., and Swennen, R. (1998). La collection mondiale du bananier (*Musa* spp.) au Centre de Transit de l'INIBAP à la K.U.Leuven: stratégies de conservation et mode d'opération. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 2, 36–45.
- Vuylsteke, D., Swennen, R., and Ortiz, R. (1993). Development and performance of black sigatoka-resistant tetraploid hybrids of plantain (*Musa* spp., AAB group). *Euphytica* 65, 33–42.

- Vuylsteke, D., Ortiz, R., Ferris, S., and Swennen, R. (1995). "PITA-9": A Black-sigatoka-resistant Hybrid from the "False Horn" Plantain Gene Pool. *Hortscience* 30, 395–397.
- Waller, J.M. (1981). The recent spread of some tropical plant diseases. *Trop. Pest Manag.* 27, 360–362.
- WRB, I.W.G. (2006). World reference base for soil resources. *World Ref. Base Soil Resour.* 145.

www.carbapafrika.org

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

CHAPITRE 2

CARACTERISATION PEDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPERIMENTAUX

L. Sadow Mboula ^{1,2}, K. Tomekpe ³, X. Draye ¹

¹ Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud L7.05.11, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

² Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains (CARBAP), PO Box 832, Douala, Cameroon

³ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97 130 Capesterre-Belle-Eau Guadeloupe (French West Indies)

Projet d'article.

RESUME

La grande diversité pédo-climatique du Cameroun est à l'origine de la subdivision du pays en plusieurs zones agro-écologiques dont celles de montagne et hauts plateaux de l'ouest et celles des plaines côtières brisées par les massifs volcaniques. Ce chapitre présente les caractéristiques des sites expérimentaux de la thèse, localisés en plaines côtières (Bomono et Njombé, altitude 10 et 80 m) et en haute altitude (Bansoa, altitude 1400 m).

Les principales analyses ont porté sur les caractéristiques physiques (texture, réserve en eau utile du sol, potentiel hydrique du sol) et chimiques (pH, cations échangeables, CEC_{pH7} , matière organique, éléments totaux, etc...) des différents sols. Les variables climatiques majeures (température de l'air, humidité relative de l'air, pluviométrie, vitesse du vent, etc...) ont été obtenues tout au long de l'expérimentation à partir d'un dispositif météorologique simplifié installé au voisinage des parcelles expérimentales. Parallèlement, la direction de la météorologie nationale de Douala nous a fourni des jeux de données sur une moyenne des vingt dernières années.

Les sols étudiés sont de texture sableuse (Bomono), argileux-limoneuse (Njombé) et sablo-argileuse (Bansoa). Le sol est légèrement acide à Bomono et neutre par ailleurs. Les proportions moyennes de matière organique sont de 3.3%, 9.9 et 8.6 respectivement à Bomono, Njombé et Bansoa. Les sols de Njombé formés à partir de matériaux volcaniques pyroclastiques du quaternaire ont une CEC_{pH7} de l'ordre de $40.6 \text{ cmolc.kg}^{-1}$. Cette teneur représente significativement près de 8 et 5 fois celle obtenue à Bomono et Bansoa. Le sol de Bomono semble pauvre tant du point de vue textural que nutritionnel. La somme des bases échangeables (SBE) est plus importante à Njombé ($17.0 \text{ cmolc.kg}^{-1}$) et Bansoa (15.4) et très faible à Bomono (1.2). Les réserves totales potassiques sont généralement inférieures ou égales à 10 cmolc.kg^{-1} quel que soit le sol considéré. Les sols de Bomono sont très différents de ceux de Bansoa et Njombé si l'on s'en tient à ces réserves échangeables presque nulles. La réserve totale en bases (TRB) est faible à Bomono ($5.7 \text{ cmolc.kg}^{-1}$), plus élevée à Njombé (351.7) et intermédiaire à Bansoa (146.9).

Les températures de l'air et du sol ont été toujours plus faibles à Bansoa. De très faibles différences ont été relevées au niveau de l'humidité de l'air et du déficit de pression de vapeur au sein des trois sites. Les hauteurs de pluies mensuelles enregistrées en basses altitudes ont été toujours plus importantes que celles obtenues en haute altitude. Le site de Bansoa a été caractérisé par des vents plus rapides (105 à 139 km/jour), une insolation mensuelle plus importante (2.9 à 6.3 h/jour) ainsi que des fortes radiations moyennes (418.5 à $542.5 \text{ MJ/m}^2/\text{mois}$) comparativement à ceux de Bomono et Njombé.

Le calcul du bilan mensuel hydrique théorique montre que les réserves sont moins importantes à Bansoa (40 mm/mois) qu'à Njombé (125) et Bomono (181) durant les expérimentations et principalement pendant la saison sèche. Tenant compte des caractéristiques du sol, cependant, les réserves en eau du sol durant les saisons expérimentales ont été moins importantes à Bomono (10.0%, $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) qu'à Njombé (28) et Bansoa (23). Durant les saisons expérimentales, le potentiel hydrique des sols n'est cependant pas descendu sous -76 cbar. Ce résultat montre que les génotypes expérimentés n'ont pas connu de véritables déficits hydriques du sol, bien que des sensibilités importantes de déficit hydrique aient été relevées.

Mots clés: variables climatiques, fertilité des sols, disponibilité en eau, sites péri-urbains.

2.1. INTRODUCTION

Sur le plan géographique, le Cameroun est situé dans la zone intertropicale en Afrique Centrale (3-12° N; 9-16° E; 475 400 km²), au fond du Golfe de Guinée, sur la façade occidentale de l'Afrique. Cette situation explique la grande diversité naturelle des climats et des formations végétales rencontrées dans le pays en plus de sa mosaïque de cultures et d'ethnies (Letouzey, 1958; Delvaux, 1988; Henriët, 2008; Opfergelt, 2008). On dit de ce pays qu'il est l'Afrique en miniature. Partant de la figure 2.1, cette situation géographique détermine les conditions pédoclimatiques qui ont permis de subdiviser le pays en cinq grandes zones agro-écologiques réparties dans les dix provinces (Kengue, 2004; Sieffermann, 1959, 1973; www.irad-cameroon.org).

Dans la Zone I (régions du Nord et de l'Extrême Nord), le climat est caractérisé par une pluviométrie de type monomodale de durée et d'intensité variables avec l'altitude et la latitude (400-1200 mm/an). La moyenne de températures est de 28°C avec des maxima de l'ordre de 40-45°C. La diversité pédologique est liée à plusieurs contrastes tels que: la pluviométrie, le relief, le degré d'altération du matériau parental, etc. On y retrouve en général des sols ferrugineux et quelque fois des sols hydromorphes, des lithosols parfois associés à des sols peu évolués et des sols halomorphes stériles. Le pH_{eau} des sols cultivés est généralement supérieur à 5.6. Les cultures pratiquées sont le sorgho, le mil, le coton, le maïs, le riz, l'arachide, le niébé et les cultures maraîchères.

Le climat de la Zone II (régions de l'Adamaoua et une partie du Centre et de l'Est) est de type soudanien, tropical humide à deux saisons/an. La pluviométrie moyenne annuelle est de l'ordre de 1500 mm. Les températures moyennes mensuelles varient entre 20 à 26°C. Les sols sont en majorité de type ferrallitique rouge ou jaune avec, localement, des sols ferrugineux tropicaux et des sols hydromorphes. Le pH_{eau} est généralement acide (4.0-5.5). Le maïs constitue la principale culture devant le mil, le sorgho, l'arachide et les ignames.

Dans la Zone III (régions de l'Ouest et du Nord-Ouest), le climat est de type "camerounien d'altitude". Les températures moyennes sont plus

EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

basses (19°C) et les pluies assez abondantes (1500-2000 mm) tombent suivant une configuration monomodale. Cette zone a été le siège d'intenses manifestations volcaniques depuis l'époque tertiaire. Les sols dérivent essentiellement de laves et de pyroclastes basaltiques quaternaire (sols fertiles). Localement, certains sols dérivent d'intrusions de granites (sols plus pauvres). Ces sols sont à caractère andique prononcé avec des teneurs en bases échangeables élevées. Ils sont assez propices à de nombreuses activités agricoles, e.g. caféier, théier, bananier, maïs, arachide, riz et cultures maraîchères.

La Zone IV (régions du Littoral et du Sud-Ouest) est caractérisée par un terrain plat dans l'ensemble et comprend les massifs volcaniques de Mont Cameroun et Manengouba. Le climat est de type "camerounien", très humide et chaud, constituant la variante du climat équatorial. Les pluies sont abondantes, en moyenne 2500-4000 mm. La température varie entre 22 et 29°C et l'humidité de l'air entre 85 et 90%, d'où le caractère lourd de l'atmosphère. La végétation est celle de la forêt littorale sur plaine sablonneuse. Toute cette végétation subit une intense activité humaine en rapport avec les fortes densités de populations. Les sols sont en majorité de type ferrallitique jaune, lessivés ou non, peu fertiles. Dans les zones bananières, la quasi-totalité des sols sont développés sur roche mère basaltique quaternaire relativement riche en calcium et magnésium et relativement pauvre en potassium (Delvaux et *al.*, 1986; Delvaux, 1988). Les cultures annuelles vivrières y sont très nombreuses. La zone regorge de grandes cultures: caféier, cacao, théier, bananier, palmier à huile, hévéa, etc.

Finalement, la Zone V (régions du Centre, du Sud et de l'Est) a un climat de type "guinéen", avec des températures moyennes de 25°C et une pluviométrie de 1500-2000 mm/an à régime bimodal. On y rencontre des sols hydromorphes et en majorité des sols ferrallitiques de différentes couleurs selon l'altération de la roche mère. Le pH_{eau} est généralement acide (4.0-5.5) et la faible capacité d'échange cationique s'épuise rapidement après mise en culture. Les cultures sont essentiellement pérennes (cacao, caféier *robusta* et divers arbres fruitiers), annuelles et pluriannuelles (bananier, canne à sucre, maïs, cultures maraîchères, tubercules, etc.).

Le plantain (sous-groupe AAB) est cultivé sur une grande diversité de types de sols allant des plus jeunes et très fertiles (andosols) aux plus altérés (ferrallitiques) ainsi que dans divers types de climats plus ou moins favorables au Cameroun. Les travaux réalisés dans la présente étude se sont déroulés dans des sites péri-urbains dans les zones agro-écologiques III et IV. Le site de Bansoa (province de l'Ouest), à mi-parcours entre les villes de Dschang et de Bafoussam, est situé dans la zone III, alors que les sites de Bomono et Njombé sont situés dans la province du littoral (zone IV). L'objectif de ce chapitre est d'établir une caractérisation physique, chimique et climatique de ces sites, de manière à décrire les scénarii rencontrés durant les essais et permettre l'interprétation de la croissance des différents génotypes en fonction de l'environnement climatique, de la disponibilité en eau et de la fertilité des sols.

2.2. MATERIEL ET METHODES

Les expériences de terrain ont été conduites dans trois sites péri-urbains choisis en fonction de la diversité du milieu édaphique et des conditions climatiques (Figure 2.1). Ces sites sont situés entre 10 et 1400 m au niveau de la mer et sont fortement diversifiés en termes de sol et de climat. Les expériences se sont déroulées de novembre 2009 à juillet 2011 (Njombé), de mars 2010 à janvier 2012 (Bomono) et de mai 2010 à mai 2013 (Bansoa) pendant deux cycles de culture.

2.2.1. Cadre environnemental

La ville de Bomono (4°14' N, 9°58' E) est située dans le département du bas-Moungo, à proximité de la capitale économique du Cameroun (Douala). Elle se trouve en plaine sablonneuse à une altitude de 10 m. Elle appartient à la zone agro-écologique de forêts humides à pluviométrie monomodale (zone IV). Le climat, équatorial de type côtier (chaud et humide), est caractérisé par deux saisons: une longue saison des pluies (mi-mars à mi-novembre) et une courte saison sèche (Elong, 2003; Tchatat, 2006; Rharrassi, 2008). La température moyenne annuelle est de 26°C avec un maximum en février et un minimum en

août. Les précipitations y sont très abondantes avec une moyenne annuelle estimée à 3500 mm. L'air est presque constamment saturé d'humidité: 99% et 80% d'humidité relative respectivement en saison des pluies et saison sèche. Les sols étudiés sont faiblement ferrallitiques de couleur jaune, lessivé ou non, très peu fertiles, à pH_{eau} généralement acide (Sieffermann, 1959). Parmi les cultures essentielles, on retrouve: palmier à huile, manioc, hévéa, bananier (*Musa* spp.), maïs, arachides, cultures maraichères, etc...

La ville de Njombé (4°35' N, 9°39' E) est située en plaine dans la zone agro-écologique de forêt humide (zone IV) à environ 80 m d'altitude dans le département du Mounjo, province du Littoral, à 70 km au Nord de la ville de Douala. Le climat est de type tropical humide à deux saisons très contrastées: une longue saison de pluie (mi-mars à mi-novembre) et une courte saison sèche (mi-novembre à mi-mars). Les quantités de pluies annuelles sur une moyenne de 42 ans sont de 2557 mm (configuration annuelle monomodale), réparties sur 164 jours (Noupadja, 2001; Noupadja et *al.*, 2007). La température moyenne annuelle est de 26.6°C avec un minimum en août (21.8°C) et un maximum en février (31.5°C) (Noupadja et *al.*, 2007). L'humidité moyenne annuelle de l'air est de l'ordre de 82%. Cette région fut le siège d'une importante activité volcanique au quaternaire. Celle-ci a conduit à l'émission de cendres, lapillis et scories qui constituent la majeure partie des matériaux originels (Sieffermann, 1973; Delvaux et Guyot, 1989). Les sols étudiés sont des andosols riches en minéraux avec un pH_{eau} de 6 en surface et de 6.3 à environ 50 cm de profondeur (Dugain, 1960; Martin and Segalen, 1966; Segalen, 1968; Sieffermann, 1969, 1973). La plaine côtière du Mounjo est réputée pour la production de bananes dessert et plantains à l'échelle industrielle. On y cultive également: papayer, ananas, maïs, arachide, avocatier, orangé, pamplemoussier, palmier à huile, cultures maraichères, etc.

La ville de Bansa (5°20' N, 10°03' E) est située à 1400 m d'altitude dans le département de la Ménoua, province de l'Ouest Cameroun, à mi-distance (30 km) des villes de Dschang et de Bafoussam. Elle appartient à la zone agro-écologique de montagne et des hauts plateaux de l'Ouest (Zone III). Elle présente un climat tropical montagneux chaud

et humide caractérisé par une longue saison de pluies (mi-mars à mi-novembre) et une courte saison sèche (mi-novembre à mi-mars) (Kengue, 2004). La pluviométrie moyenne annuelle de la ville de Dschang est comprise entre 1750 et 2000 mm (configuration monomodale) avec une température moyenne annuelle qui varie entre 16 à 21°C (Tematio et Olson, 1997; Tematio et *al.*, 2004; Lembe Leumbe et *al.*, 2005, Henriët, 2008). Les sols étudiés sont développés à partir des roches granitiques (Henriët, 2008). Ils sont de type "ferralitiques rouges" à tendance humique et fortement désaturés avec un pH_{eau} à tendance acide compris entre 3.8 et 5.6 (Aubert et Segalen, 1966). On note une présence localisée de basalte (Kengue, 2004; Yerima et Van Ranst, 2005). Ils sont assez fertiles et propices aux activités agricoles. Les cultures rencontrées dans cette localité sont très variées: caféier, maïs, arachide, bananier (*Musa* spp.), pomme de terre, riz, cultures maraîchères, etc.

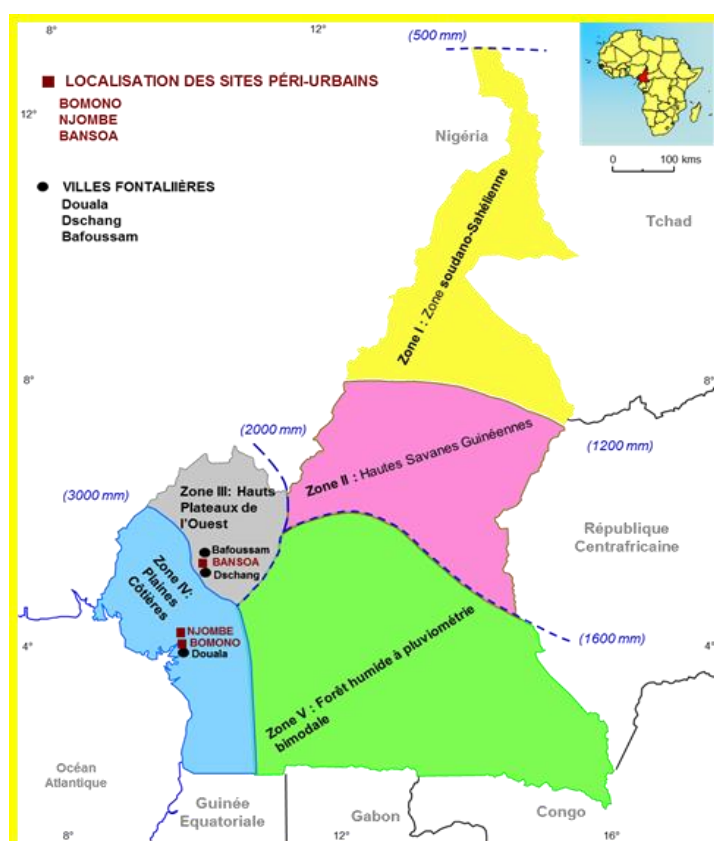


Figure 2.1. Localisation schématique des sites péri-urbains

Adaptée de: www.irad-cameroun.org

2.2.2. Caractérisation pédologique

2.2.2.1. Prélèvement et préparation des échantillons de sols

Le prélèvement des sols a eu lieu en septembre 2009 avant la mise en place des parcelles expérimentales. La topographie des sites est horizontale à Bomono et Njombé et présente une légère pente ($< 5\%$) à Bansoa. Dans chaque site, cinq échantillons de sol ont été prélevés (couche 00-25 cm) à l'aide d'une tarière suivant les recommandations de Pauwels et al. (1992) et Baize (2000). La profondeur de prélèvement a été définie suivant un protocole appliqué au Centre Africain de Recherches sur Bananiers et Plantains (CARBAP): représentativité de l'échantillonnage, homogénéité du sol due au travail du sol qui assure un mélange des éléments nutritifs et profondeur d'enracinement $\leq$ à 25 cm (zone moyenne de prospection racinaire). Ces échantillons ont été séchés à l'air puis tamisés à 2 mm (Balesdent et *al.*, 1991). 100 g de terre sèche ont été soigneusement conditionnés et emportés au laboratoire des Sciences du sol de l'Université catholique de Louvain (UCL) en Belgique où les analyses physiques et chimiques ont été réalisées.

En 2012, quinze échantillons de sols ont été prélevés avec des cylindres (coca-cola) de type «Kopecky» (Blake and Hartge, 1986) dans les trois sites dans le but de procéder à une caractérisation hydro-dynamique des sols.

2.2.2.2. Analyses physiques

Suivi du potentiel hydrique du sol. Le potentiel hydrique (Ψ_w) est une variable d'état qui définit l'état énergétique de l'eau dans le sol. Le potentiel hydrique est une mesure de la force d'attraction entre l'eau et le sol. Il est toujours négatif. Sa mesure a été réalisée durant les essais à l'aide de tensiomètres céramiques de type Jet Fill (Murray et Sivakumar, 2010) installés verticalement dans les horizons cultivés et non cultivés à raison de 3 tensiomètres par site et variété. Le dispositif mis en place était presque identique dans les trois sites. Pour chaque variété, un jeu de trois tensiomètres étaient placés à 30, 60 et 90 cm de profondeur, à 50 cm du pied d'un bananier. Dans le site de Njombé, les

tensiomètres ont été installés à 10 cm, 20 cm et 30 cm de profondeur à cause d'une induration (croûte et/ou horizon compact) rencontrée à près 40 cm de profondeur. Il s'agirait des dépôts éoliens de cendres, lapillis et scories constituant la majeure partie des matériaux originels des sols de cette région donc leur épaisseur peut être considérable (Delvaux, 1988). Les mesures ont été collectées manuellement et journalièrement le matin et dans l'après-midi, tout au long de l'expérimentation, exceptés les week-ends et jours fériés. Afin de limiter la formation des bulles d'air dans les cannes tensiométriques et la formation des algues, l'eau a été préalablement dégazée et très souvent remplacée dans les tensiomètres. Certains tensiomètres n'ont pas réagi à la baisse de la teneur en eau du sol à certains moments sans doute à cause d'un mauvais contact entre la bougie poreuse et la solution du sol ou alors à cause d'un défaut de la bougie poreuse. Dans l'un et l'autre cas, le tensiomètre défectueux a été remplacé.

Détermination de la courbe de rétention hydrique. La teneur en eau volumique, (θ_w , $\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$) représente le rapport entre le volume d'eau contenu dans l'échantillon (V_w) de sol et le volume total (V_t) de cet échantillon ($\theta_w = \frac{V_w}{V_t}$). Les mesures hebdomadaires de teneur en eau ont été réalisées à l'UCL de février à avril 2013 après équilibration des échantillons de sol à des niveaux de succion croissants. Deux types de dispositifs simultanés ont été exploités: (1) dans la gamme des faibles succions (typiquement entre 0 et 1 m), nous avons utilisé des tables à succion; (2) pour les fortes succions (comprises entre 1 m et environ 160 m), le dispositif de presses de Richards (Klute, 1986) a été utilisé. Les points de mesures choisis pour établir les courbes de rétention correspondent à des valeurs de potentiels matriciels (Ψ_m) respectives de: - (1, 3, 10, 31, 70, 102, 306, 1020, 3161, 10197 et 16112). Le potentiel matriciel est exprimé en hauteur d'eau (cm) et augmente très rapidement avec le dessèchement du sol. Ces valeurs de succions correspondent respectivement aux pF (0.0; 0.5; 1.0; 1.5; 1.8; 2.0; 2.5; 3.0; 3.5; 4.0; 4.2) avec [$\text{pF} = \log_{10}(\Psi_m)$]. Ces mesures ont ainsi permis de déterminer les teneurs en eau à la capacité au champ (pF2.5) et le point de flétrissement permanent (pF4.2). La réserve utile en eau (RU, %) a été calculée par différence entre les teneurs à la capacité au

champ et au point de flétrissement (Hopkins, 2003; Lassoudière, 2007; Tron et al., 2000).

Analyses granulométriques (%). Les quantités de limons grossiers (LG), limons fins (LF), sables (S) et argiles (A) ont été déterminées par la méthode des ultrasons-résine sodique, appliquée à dix g d'échantillon de sol frais par tamisage des sables après dispersion des ultrasons à 50 W. La taille des fractions correspond respectivement à 2000-50 μm , 50-2 μm et moins de 2 μm pour les sables, limons et argiles. La séparation par sédimentation des limons et argiles a été faite après dispersion aux résines saturées avec l'ion Na^+ par agitation pendant 16 heures avec 100 ml de résine (Van Ranst et al., 1999).

2.2.2.3. Analyses chimiques

Conductivité électrique. Cinq g de sol ont été pesés dans deux béchers de 50 ml et mélangés à 25 ml d'eau distillée. La conductivité électrique (CE, μScm^{-1}) a été lue après trois agitations espacées de 20 mn.

pH (eau et KCl). Les pH à l'eau et au KCl ont été déterminés par méthode potentiométrique (après trois agitations espacées de 20 mn), respectivement sol:eau 1:5, et sol:KCl 1:5.

Bases échangeables et Capacité d'Echange Cationique. Les bases échangeables (Ca, Mg, K, Na) ont été extraits en utilisant une solution d'acétate d'ammonium 1 M à pH7 au départ de cinq g de sol. Les teneurs en cations dans l'extrait ont été déterminées par ICP-AES. La quantité d'ammonium retenue par le sol, après lavage par l'éthanol dénaturé de l'excès d'ammonium libre a été considérée comme une estimation de la capacité d'échange cationique du sol (CEC). La quantité d'ammonium retenue a été libérée par lessivage du sol avec la solution de chlorure de potassium 1 M à pH3 (Van-Ranst et al., 1999). Les résultats sont exprimés en cmolc.kg^{-1} .

Acidité d'échange. Dix g de sol ont été utilisés pour le dosage de l'acidité et de l'aluminium par titrimétrie après percolation de 4*25ml de

KCl 1 N. La quantité d'Al échangeable est indiquée par titrage du NaOH. La différence entre l'acidité totale et la quantité d'Al correspond à la quantité d'H (Van-Ranst et al., 1999). Les résultats sont exprimés en cmolc.kg^{-1} .

Eléments totaux. Un échantillon de trois $\times 10^{-1}$ g de sol a été minéralisé après attaque par le HNO_3 , HF, HClO_3 et reprise du résidu à l'eau régale (3 HCl/1 HNO_3). Le contenu en Mg, Ca, Al, K, Na, Fe, Mn, P et Ti a été dosé par ICP-AES sur une ICAP 6500 de Thermo-Scientific. Les résultats sont exprimés en g.kg^{-1} .

Matière organique. Un échantillon de dix $\times 10^{-3}$ g contenu dans une capsule en étain est introduit dans un réacteur à la température de 1000°C . Les éléments sont séparés sur une colonne de chromatographie. Les teneurs en C et N totaux (%) sont ensuite déterminées par combustion sèche à l'aide d'un N/C Soil Analyser Thermo Finnigan.

2.2.3. Mesure des variables atmosphériques

Trois thermomètres au mercure ont été installés au milieu de la parcelle pour la mesure de la température du sol. Les températures (minimale et maximale placées à 10 cm au-dessus du sol) et un thermomètre placé à 50 cm dans le sol ont été relevés à la même fréquence que les mesures de potentiel hydrique du sol.

Un dispositif météorologique simplifié a été installé en bordure des parcelles expérimentales de Bomono et Bansoa. Les données climatiques de la parcelle de Njombé ont été collectées à partir d'une station automatique Campbell Scientific™. Tout au long des expériences, les données climatiques ont été collectées journalièrement en dehors des week-ends et jours fériés: températures minimale et maximale de l'air ($^\circ\text{C}$); humidités relatives maximale et minimale de l'air (%) ainsi que la pluviométrie journalière (mm) ont été mesurées à 1 et 2 m au-dessus de la surface du sol très respectivement pour la hauteur des pluies et les autres données. Les minimas et maxims ont permis d'estimer les moyennes journalières de température et d'humidité de

l'air. Le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD_{air} , kPa) journalier a été calculé à partir des valeurs moyennes de température et d'humidité de l'air.

Parallèlement, les données mensuelles sur une moyenne de vingt ans (1993-2012) ont été acquises à partir de la direction de la météorologie nationale de Douala (située à une dizaine de km du site de Bomono) et celles de Dschang (obtenues de la station de l'IRAD située à une trentaine de km du site de Bansoa). Celles du site de Njombé ont été fournies par le CARBAP. En plus des paramètres cités précédemment, d'autres variables ont été fournies: vitesse du vent ($km.jr^{-1}$), l'insolation journalière (h).

Le rayonnement global intégré, (RgI , $MJ/m^2.mois$) a été prédit au départ de la relation RgI -Insolation estimée à partir des données disponibles du programme CLIMWAT 2.0 pour CROPWAT (Smith 1992; Clarke et *al.*, 1998; Allen et *al.*, 1998) qui implémente la méthode FAO. Les températures minimale et maximale et l'humidité relative moyenne (données des essais), la vitesse du vent et l'insolation (moyennes des vingt dernières années) et le RgI prédit ont servi comme données d'entrée dans CROPWAT pour estimer l'évapotranspiration de référence mensuelle (ET_0 , mm) et en déduire un bilan hydrique théorique mensuel (BHT, mm) dans les différents sites. ET_0 représente la quantité maximale d'eau susceptible d'être perdue par un couvert végétal de référence (gazon) bien arrosé, placé dans les mêmes conditions de température, d'humidité de l'air, de vitesse du vent et de rayonnement solaire. BHT comptabilise la différence entre les apports mensuels en eau (irrigations et/ou arrosages et précipitations) et ET_0 .

2.2.4. Analyses statistiques

Toutes les données recueillies ont été analysées avec le logiciel statistique SAS version 9.2 (SAS Institute Inc., 2010). Les traitements ont été faits sur les valeurs moyennes par site. Les analyses descriptives (MIN, MAX, SUM, MEAN, STD, STDERR) ont été réalisées en utilisant PROC MEANS. Les moyennes des différentes variables ont été estimées par la méthode des moindres carrés (LSMeans) et comparées à l'aide de

la plus petite différence significative (PPDS) au seuil de 5% de signification (PROC GLM). Toutes les valeurs ont été exprimées en moyennes et erreur standard sur la moyenne ($M \pm ES$) ou déviation standard ($M \pm DS$). Les relations entre variables pédologiques ont été analysées par des analyses de corrélations et en composantes principales (PROC CORR et PROC PRINCOMP). Les figures et tableaux ont été tracés à l'aide du logiciel EXCEL 2007.

2.3. RESULTATS ET DISCUSSIONS

2.3.1. Fertilité des sols

La composition granulométrique et la teneur en matière organique des trois sites sont présentées dans le tableau 2.1. Les différences entre sites sont hautement significatives. Les teneurs en carbone organique sont de 1.88; 5.74 et 4.96% respectivement à Bomono, Njombé et Bansoa. Les teneurs en azote total sont globalement supérieures à 0.13%, ce qui représente des valeurs satisfaisantes pour des sols tropicaux (Landon, 1991). Le stock moyen des substances humiques (C/N) est de 11 à Njombé et est supérieur à 13 à Bansoa et Bomono. Selon Boyadgiev (1980), Shoji et *al.* (1993), Baize (2000) et Muhinda et *al.* (2009), la vitesse de décomposition de l'humus est normale à Njombé (C/N de 8 à 12) et lente (12-13) à Bomono et Bansoa.

La composition granulométrique révèle des matériaux forts différents dans les trois sites (figure 2.2). La proportion en argiles augmente de Bomono (10 m) à Bansoa (1400 m) et reflète le degré d'altération du matériau parental. Le sable est la fraction granulométrique la plus représentative à Bomono (81%), ce qui semble cohérent avec l'importante de la fraction humique de ce site (Pallo et *al.*, 2009). A l'opposé, les limons (fins et grossiers) (50%) et argiles (27%) sont les fractions dominantes des sols de Njombé. Les sols de Bansoa sont, quant à eux, constitués de sables (38%) et d'argiles (33%). Les proportions totales en argiles et limons peuvent être reliées aux taux de matières organiques plus élevées dans les sites de Njombé et Bansoa. Cette relation résulterait de la formation de liaisons argile-humus stables qui ralentissent la minéralisation des substances humiques (Hassink, 1994; Zech et *al.*, 1997). Selon le triangle textural du système

de classification USDA/FAO, les sols étudiés entrent dans les classes « sablo-limoneuse », « limoneuse » et « argilo-limoneuse » respectivement pour les sites de Bomono, Njombé et Bansoa.

L'acidité du sol et les principales propriétés du complexe d'échange cationique des sols sont consignées dans le tableau 2.2.1. La conductivité électrique est globalement inférieure à 2.5 mS.cm^{-1} , ce qui indique un risque faible de salinité (Baize, 2000). Les sols étudiés sont faiblement acides à Bomono ($\text{pH}_{\text{eau}}=5.22$) et neutres à Njombé et Bansoa ($\text{pH}_{\text{eau}}=6.52$ et 6.65) (Baize, 2000), soit dans la gamme favorable à la culture du plantain (Sys, 1985; Delvaux, 1995). La différence ($\text{pH}_{\text{KCl}} - \text{pH}_{\text{eau}}$), qui constitue une mesure de l'acidité potentielle, diminue (Bansoa > Njombé > Bomono) avec la teneur en matière organique dans les trois sites.

La capacité d'échange cationique ($\text{CEC}_{\text{pH}7}$, tableau 2.2.1), liée directement minéraux argileux et matières organiques, varie de manière hautement significative entre les trois sites. Les sols de Njombé formés à partir de matériaux volcaniques pyroclastiques d'âges récents ont une $\text{CEC}_{\text{pH}7}$ de l'ordre de $40.58 \text{ cmolc.kg}^{-1}$, de 8 et 5 fois supérieure à la $\text{CEC}_{\text{pH}7}$ obtenue à Bomono et Bansoa. Cette observation renforce la faible fertilité en éléments nutritifs des sols de Bomono tant du point de vue textural que nutritionnel. Selon Sys (1985) et Delvaux (1995), une $\text{CEC}_{\text{pH}7}$ inférieure à 16 cmolc.kg^{-1} n'est pas recommandée pour la culture du plantain. Les charges nettes négatives présentes sur le complexe adsorbant des sols de Njombé (-1.28) et de Bansoa (-1.32) sont significativement inférieures à celles de Bomono (-1.03). La CEC effective (ECEC), estimée par la somme des bases plus l'aluminium et l'hydrogène échangeables, évolue comme la $\text{CEC}_{\text{pH}7}$. Elle est élevée à Njombé (17.0) et Bansoa (15.8) et très faible à Bomono ($2.9 \text{ cmolc.kg}^{-1}$).

Le taux d'acidité d'échange à Bomono (tableau 2.2.2) représente 60% de la ECEC et correspond à la plus faible valeur de pH_{KCl} . Les cations H^+ (1.00) et Al^{3+} ($0.74 \text{ cmolc.kg}^{-1}$) échangeables peuvent être considérés comme les cations dominants sur le complexe d'échange dans ce site. Ces résultats pourraient expliquer les symptômes de déficience d'ordre nutritionnels observés sur les feuilles, pseudo-troncs et régimes durant les essais (cf. Chapitres 3 et 4).

La somme des bases échangeables (SBE) est significativement plus élevée à Njombé (17.04) et Bansoa (15.41) qu'à Bomono (1.20 cmolc.kg⁻¹). Elle correspond à un taux de saturation en bases de 42, 55 et 23% très respectivement. Celle-ci constitue un bon indicateur quant à la richesse des sols en termes de fertilité/réserve en ions minéraux, qualité de la structure et activité biologique. Quel que soit le type de sol, le calcium est le cation éch significativement dominant bien que plus élevé dans les andosols de Njombé. La proportion relative du potassium éch total dans la SBE est particulièrement faible et inférieure à 10% quel que soit le type de sol, comme les taux moyens de saturation en K éch ($K^+/ECEC < 10\%$). Ces observations corroborent avec les données de Delvaux et *al.* (1989) obtenues dans les sols dérivés de cendres volcaniques au Cameroun. Cette carence en K éch est sans doute due à l'altération des minéraux primaires qui a libéré du Ca et du Mg éch en solution du sol et enrichi les sites d'échange.

Les données relatives aux éléments totaux et à la réserve totale en bases (TRB) sont reprises aux tableaux 2.3 et 2.4. Des différences hautement significatives entre sites ont été trouvées pour la plupart des éléments totaux analysés. Les sols de Bomono se démarquent très fort de ceux de Bansoa et Njombé, avec des teneurs en éléments totaux et une TRB presque nulles. Le site de Njombé se caractérise par les teneurs totales les plus élevées notamment en réserves minérales. Ces résultats sont similaires aux études conduites par Delvaux (1989), Henriët (2008) et Opfergelt (2008) dans les conditions pédo-climatiques de Njombé (CARBAP et villages voisins). Comme l'a souligné Delvaux (1988; 1989), les roches-mères pyroclastiques quaternaires de Njombé sont riches en plagioclases calciques et minéraux ferro-magnésiens et très pauvres en minéraux primaires potassiques d'où des teneurs totales en Mg et Ca plus importantes sur ce site (Tableau 2.4). La fraction relative de K totale est particulièrement faible et même inférieure à celle de Na totale. La même évolution (Mg>Ca>Na>K) est similaire à Bansoa (sols plus évolués) bien que plus prononcée. La TRB moyenne (48±5.1 cmolc.kg⁻¹) trouvée par Henriët (2008) à Dschang (distant de Bansoa d'environ 30 km) représente le tiers de la teneur affichée dans le tableau 2.4. Cette différence pourrait s'expliquer par un taux d'argiles localement plus important à Bansoa indiquant un degrés d'altération plus prononcé.

Les proportions des cations échangeables sont renseignées dans le tableau 2.5. Les rapports K/Mg, K/Ca et K/(Ca+Mg) éch évoluent de manière décroissante. Les proportions obtenues du K/Mg indiquent, selon Delvaux (1995), des sols déséquilibrés compte tenu de la forte exigence du bananier en K et du statut non balancé de cet élément avec les cations éch dominants (Ca et Mg) sur le complexe d'échange. Delvaux (1988) et bien d'autres auteurs ont montré que des désordres physiologiques peuvent apparaître chez le bananier avec un rapport K/Mg échangeable au dessus de 0.6-0.7. L'équilibre entre les cations éch demeure un critère primordial dans la détermination du rendement de la culture du plantain. Dans une étude récente sur différents types de sols au Rwanda, Delstanche (2011) concluait que des rapports défavorables de cations éch pouvaient expliquer une réduction du potentiel de rendement à hauteur de 70%.

Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur dix-huit variables pédologiques (Figures 2.3A et 2.3B). Les deux premières composantes cumulent une variance expliquée de 97%. La première composante (86%) révèle une opposition très forte entre la teneur en sable et l'ensemble des autres variables et sépare les parcelles de Bomono de celles des deux autres sites. Les autres variables physico-chimiques contribuent à la seconde composante (11%).

Le triangle textural et l'ACP (Figures 2.2 et 2.3) permettent de discriminer les trois groupes de sols sur base des principales propriétés physico-chimiques détaillées dans les paragraphes ci-dessus. Le statut granulométrique oppose les parcelles de Bomono (à dominance sables) à celles de Njombé (dominé par des limons) et de Bansoa (argile-limoneuse). Les trois types de sols se différencient également par le stade d'évolution pédologique. On établit de cette manière: les sols ferrallitiques jaunes (Bomono) dont la garniture cationique est dominée par l'acidité d'échange (Al et H), les andosols (Njombé) faiblement saturés en K (<3%) à teneurs élevées en Ca et Mg et les sols ferrallitiques rouge (Bansoa) à teneur élevée en Al et un taux de saturation en K relativement plus élevé qu'à Njombé. Il en découle donc une altération des minéraux primaires riches en Ca et Mg des sols andiques vers les sols les plus évolués (sols ferrallitiques).

CHAPITRE 2 - CARACTERISATION PEDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPERIMENTAUX

Tableau 2.1. Proportion moyenne de matière organique et granulométrie

Site	Alt. (m)	Matière organique (%)			C/N	Fractions granulométriques (%)			
		C	N	MO		Argiles	Limons		Sables totaux
							Fins	Grossiers	
Bomono	10	1,88± 0,1 ^c	0,14± 0,0 ^c	3,25± 0,23 ^c	13,54± 0,30 ^a	14,50± 0,65 ^c	2,86± 1,87 ^c	1,31± 1,97 ^b	81,31± 0,84 ^a
Njombé	80	5,74± 0,15 ^a	0,52± 0,01 ^a	9,90± 0,23 ^a	11,01± 0,30 ^b	26,93± 0,65 ^b	34,90± 1,87 ^a	14,29± 1,97 ^a	23,85± 0,84 ^c
Bansoa	1400	4,96± 0,15 ^b	0,38± 0,01 ^b	8,55± 0,23 ^b	12,98± 0,30 ^{bc}	33,01± 0,65 ^a	22,45± 1,87 ^b	6,10± 1,97 ^b	38,42± 0,84 ^b

Matière organique total (MO, %), carbone organique (C, %), Azote total (N, %), % MO = %C x 1,724 (Van-Ranst et al., 1999); rapport carbone organique et azote totale (C/N).

Les valeurs sont des moyennes de 5 répétitions dans chaque site. Chaque moyenne est suivie d'une erreur standard (M±ES). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont pas statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5 % d'après le test de Fisher.

Tableau 2.2.1. Complexe adsorbant des sols étudiés

Site	CE (μScm ⁻¹)	pH			Complexe adsorbant (cmol _c .kg ⁻¹)						TS (%)
		pH _{eau}	pH _{KCl}	ΔpH	CEC _{pH7}	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺	SBE	
Bomono	20,88± 2,84 ^c	5,22± 0,02 ^c	4,19± 0,0 ^c	-1,03± 0,02 ^a	5,26± 0,83 ^c	1,00± 0,27 ^b	0,12± 0,08 ^c	0,06± 0,05 ^c	0,01± 0,02 ^b	1,20± 0,87 ^c	22,9± 1,44 ^c
Njombé	72,12± 2,84 ^a	6,52± 0,02 ^b	5,24± 0,01 ^b	-1,28± 0,02 ^b	40,58± 0,83 ^a	12,44± 0,2 ^a	3,31± 0,08 ^a	1,14± 0,05 ^b	0,14± 0,02 ^a	17,04± 0,87 ^a	42,1± 1,44 ^b
Bansoa	38,60± 2,84 ^b	6,65± 0,02 ^a	5,33± 0,01 ^a	-1,32± 0,02 ^b	28,05± 0,83 ^b	11,64± 0,2 ^a	2,34± 0,08 ^b	1,40± 0,05 ^a	0,02± 0,02 ^b	15,41± 0,87 ^b	55,0± 1,4 ^a

ΔpH: différence pH_{KCl} et pH_{eau}, n.d: non détectable, CE: conductivité électrique, CEC_{pH7} (capacité d'échange cationique); SBE (somme des bases échangeables), $SBE = Ca^{++} + Mg^{++} + K^{+} + Na^{+}$; TS (degré de saturation), $TS = \frac{SBE}{CEC_{pH7}}$

Les valeurs sont des moyennes de 5 répétitions dans chaque site. Chaque moyenne est suivie d'une erreur standard (M±ES). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont pas statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5%.

Tableau 2.2.2. Acidité d'échange des sols étudiés

Site	Acidité d'échange (cmol _c .kg ⁻¹)		TAE (%)
	Al ³⁺	H ⁺	
Bomono	0,74± 0,05 ^a	0,99± 0,02 ^a	59,26± 1,53 ^a
Njombé	n.d.	n.d.	n.d.
Bansoa	0,00± 0,05 ^b	0,36± 0,02 ^b	2,34± 1,5 ^b

TAE: taux d'acidité d'échange; ECEC: capacité d'échange cationique effective

$$TAE = \frac{Al^{3+} + H^{+}}{ECEC} \times 100$$

Tableau 2.3. Teneurs moyennes en éléments totaux et erreur standard

Site	Eléments totaux (g.kg ⁻¹)							
	Al	Fe	Mn	K	Mg	Ca	Na	P
Bomono	20,88± 0,11 ^b	10,30± 0,04 ^c	0,12 ^c	0,51 ^c	0,20± 0,01 ^c	0,30± 0,02 ^c	0,20± 0,01 ^c	0,53 ^c
Njombé	92,20± 0,11 ^a	97,10± 0,04 ^a	2,10 ^a	4,11 ^a	22,10± 0,01 ^a	26,20± 0,02 ^a	6,30± 0,01 ^a	5,36 ^a
Bansoa	92,24± 0,11 ^a	59,1± 0,04 ^b	0,67 ^b	3,53 ^b	9,20± 0,01 ^b	10,20± 0,02 ^b	2,50± 0,01 ^b	1,21 ^b

Les valeurs sont des moyennes de 5 répétitions dans chaque site. Chaque moyenne est suivie d'une erreur standard (M±ES). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont pas statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5 %.

EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

Tableau 2.4. Eléments totaux et réserve totale en bases

Site	Valeurs moyennes et déviation standard (cmolc.kg ⁻¹).					K (%)
	Mg	Ca	K	Na	TRB	
Bomono	1,71± 0,13 ^c	1,874± 0,40 ^c	1,31± 0,15 ^c	1,37± 0,57 ^c	5,72± 1,17 ^c	23± 4,44 ^a
Njombé	182,44± 3,74 ^a	131,20± 6,8 ^a	10,52 ±0,37 ^a	27,47± 1,73 ^a	351,65± 12 ^a	3± 0,10 ^b
Bansoa	75,83± 2,40 ^b	51,07± 1,21 ^b	9,03± 0,53 ^b	10,92± 0,45 ^b	146,87± 4,45 ^b	6± 0,20 ^b

Valeurs totales moyennes des cations basiques, réserves minérales (TRB) et proportion relative du potassium (K, %).

Les valeurs totales sont des moyennes de 5 répétitions dans chaque site. Chaque moyenne est suivie de sa déviation standard (M±DS). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont pas statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5 %; TRB ('Réserve totale en bases': inclut les bases contenues dans les minéraux primaires ainsi que celles situées sur les sites d'échange et également dans les minéraux secondaires d'argile). $TRB = K + Mg + Ca + Na$; $\%K = \frac{K}{TRB}$

Tableau 2.5. Variations des proportions (minimum-maximum) de cations.

Site	SBE ^A	ECEC ^B	Ca/ ^A	Mg/ ^A	K/ ^A	Na/ ^A	K/ ^B	Al/ ^B	K/Mg	K/Ca	K/(Ca+Mg)
	cmolc.kg ⁻¹		(%)				%		-		
Bomono	0,88- 1,53	2,67- 3,17	79,06- 88,79	6,10- 14,53	4,50- 7,54	1,88- 2,35	1,67- 3,61	19,37- 36,52	0,30- 0,83	0,05- 0,08	0,04- 0,08
Njombé	15,89- 18,37	15,89- 18,37	69,98- 74,77	18,45- 20,42	5,22- 8,09	0,34- 1,85	5,22- 8,09	0	0,25- 0,41	0,07- 0,11	0,05- 0,08
Bansoa	15,00- 15,79	15,35- 16,19	73,16- 77,98	14,42- 16,26	7,20- 11,33	0,11- 0,21	7,013- 11,08	0	0,48- 0,74	0,09- 0,15	0,07- 0,12

^A= SBE; ^B=ECEC; capacité d'échange cationique effective $ECEC = (SBE + Al + H)$. (n = 5 par site)

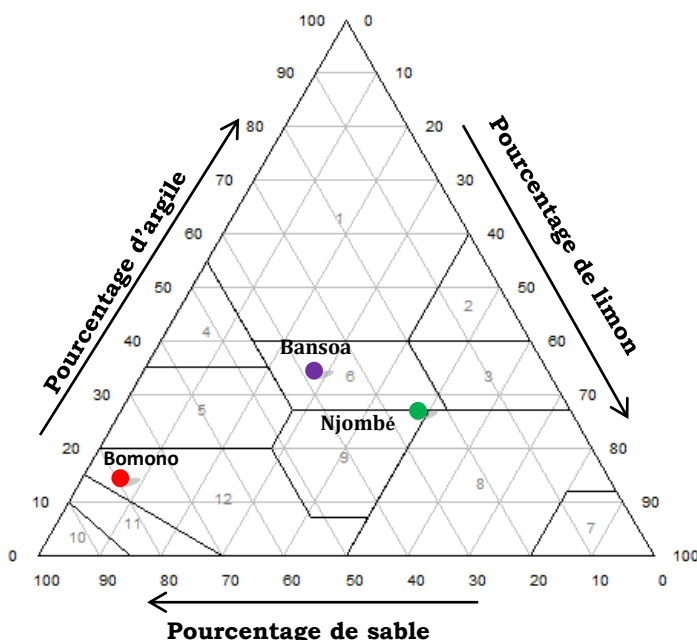


Figure 2.2. Diagramme triangulaire des classes texturales des trois sols.

Les abréviations utilisées dans le triangle des textures d'après la classification U.S. department of agriculture et adapté par Christopher and Mokhtaruddin (1996) sont: (1) clay, (2) silty-clay, (3) silty-clay-loam, (4) sandy-clay, (5) sandy-clay-loam, (6) **clay-loam (Bansoa)**, (7) silt, (8) silt-loam, (9) **loam (Njombé)**, (10) silt, (11) loamy-sand, (12) **sandy-loam (Bomono)**.

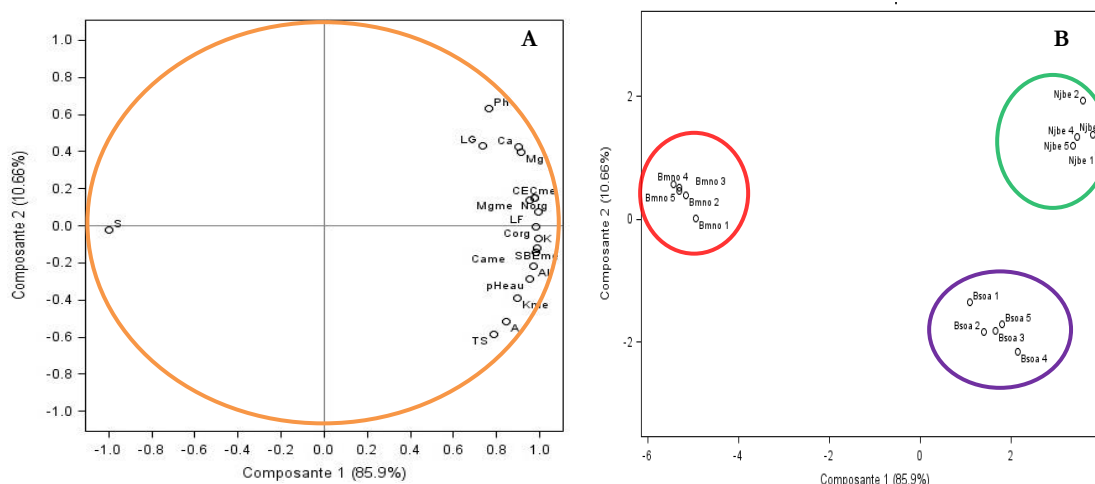


Figure 2.3A. ACP. Cercle de corrélation des trois sols.

Analyses en composantes principales de quelques caractéristiques physico-chimiques des sols et projection de variables.

Came, Kme et Mgme représentent les bases échangeables exprimées en milliéquivalent avec ($1 \text{ me}/100\text{g} = 1 \text{ cmolc. kg}^{-1}$ où me = milliéquivalent).

Figure 2.3B. ACP. Position des parcelles par type de sol, plan (1, 2)

Bmno (Bomono), Bsoa (Bansoa), Njbe (Njombé): 1-5 (bloc 1 à bloc 5)

2.3.2. Variables climatiques

L'évolution de l'ensemble des variables climatiques mesurées ou prédites est portée à la figure 2.4 (A-K). La figure 2.4A présente l'évolution des températures à 10 et 50 cm respectivement au-dessus et en profondeur du sol. Les températures relevées à 10 et 50 cm à Bansoa sont en moyenne plus faibles (26°C) que celles mesurées à Njombé et à Bomono (28°C) ($P < 0.0001$). Les moyennes de température à 50 cm n'ont significativement pas varié au sein d'un même site. Les températures à 10 cm au-dessus du sol varient fortement au cours de la journée et des saisons, avec des pointes de 46°C à Bomono et des minima de 9°C à Bansoa.

Les températures moyennes mensuelles observées dans les trois sites sont globalement supérieures à celles enregistrées au cours des vingt dernières années (Figure 2.4B). Les températures enregistrées sont assez stables dans les sites de Bomono et Njombé dans l'ordre de 26.3 ± 0.95 et $26.4 \pm 0.94^{\circ}\text{C}$ (dans les essais) et 27.3 ± 0.99 et $26.6 \pm 0.67^{\circ}\text{C}$ (au cours des 20 ans), avec des minima et maxima qui varient peu

également. Le site de Bansoa, à 1400 m d'altitude, se démarque des deux autres, avec des températures moyennes plus fraîches, de 19.1 ± 0.94 (dans les essais) et $20.8 \pm 0.76^\circ\text{C}$ (moyennes des vingt dernières années). L'amplitude entre les températures minimales et maximales est également plus élevée 9.70 et 31.10°C très respectivement. En générale, les températures moyennes observées dans la parcelle de Bansoa ont été toujours inférieures à celles notées durant les vingt ans. De manière globale, la température moyenne annuelle a varié de façon décroissante en fonction de l'altitude (10; 70 et 1400 m) dans les trois localités aussi bien au cours des vingt ans que lors des expérimentations dans les trois sites.

Les données moyennes de températures minimales et maximales de l'air en fonction de celles du sol sont illustrées dans la figure 2.4C. Une augmentation de la température du sol se traduit par une élévation de la température de l'air et vice-versa ce qui est pratiquement assimilable à une droite de régression. Cette observation est très marquée dans la station de Bansoa où les températures de l'air et du sol n'ont pas excédé 18 et 40°C dans cet ordre comparativement aux deux autres sites où les températures moyennes de l'air et du sol ont été beaucoup plus marquées.

Les moyennes mensuelles d'humidité relative de l'air (Figure 2.4D) observées à Bomono pendant les expérimentations ont été presque toujours supérieures à celles relevées pendant les vingt ans dans le même site. Ceci n'a pas été toujours le cas dans les deux autres localités. On note une forte variation de l'humidité relative moyenne globale entre les valeurs moyennes observées dans les sites de Bomono ($85.80 \pm 4.31\%$), Njombé (76.84 ± 6.02) et Bansoa (82.68 ± 5.56). Ces données sont restées peu variables comparativement à celles des vingt ans notamment à Bomono et Njombé où les différences sont de l'ordre de 3 à moins de 1% dans cet ordre. Les minima et maxima observés au cours des expérimentations sont de 63.80 et 97.07% (Bomono); 47.03 et 99.99% (Njombé); 60.53 et 86.92% (Bansoa). En général, l'évolution mensuelle moyenne de l'humidité relative de l'air en fonction du temps a été presque similaire durant les expérimentations et pendant les vingt ans quel que soit le site étudié.

La figure 2.4E montre l'évolution dans le temps de la répartition des quantités de pluies tombées dans les différents sites. Les quantités de pluies mensuelles cumulées pendant les vingt dernières années ont été en grande partie plus importantes que celles observées au cours des expérimentations à l'exception de quelques mois au sein de la quasi-totalité des sites étudiés. L'évolution du rythme annuel de la hauteur des pluies est restée à peu près comparable dans tous les sites. Les hauteurs de pluies enregistrées à Bomono (altitude 10 m) sont significativement plus importantes que celles notées à Njombé (70 m) et Bansoa (1400m). De manière globale, les mois de juin, juillet et septembre représentent les périodes les plus humides durant l'année à Bomono avec un pic en août. À l'opposé, décembre, janvier et février sont les mois les plus secs. Des observations similaires sont notées dans le site de Njombé bien que les quantités mensuelles de pluies enregistrées soient inférieures à celles de Bomono aux mêmes périodes. Njombé s'est particulièrement caractérisé ces dernières années par des pluies assez régulières aux mois de février à novembre. Les hauteurs maximales de pluies n'ont pas dépassé 500 mm (mai et septembre) contre 0 mm au mois de décembre. Comparativement aux sites précédents, la localité de Bansoa a été la moins humide. La quantité maximale mensuelle de pluies cumulées tout au long de des expérimentations a été inférieure à 300 mm. Les mois de juin, septembre et octobre ont été les plus pluvieux à l'opposé des mois de décembre où aucune goutte de pluie a été relevée. Les moyennes globales annuelles observées durant les expérimentations ont été inférieures à celles relevées au cours des vingt ans tous sites confondus. La localité de Bomono a été globalement la plus humide avec 3347 mm (parcelles) et 4285 (vingt ans) de pluies contre 2591 et 2627 à Njombé et 1486 et 1854 à Bansoa. Il ressort de ces résultats que l'altitude/relief influencerait la quantité des pluies enregistrées dans les différentes zones étudiées.

La figure 2.4F permet de visualiser l'évolution moyenne mensuelle du déficit de pression de vapeur de l'air (VPD_{air} , kPa) par site. Les faibles valeurs de VPD_{air} coïncident avec les périodes humides de l'année alors que les saisons sèches se caractérisent par des valeurs de VPD_{air} plus importantes. Le site de Njombé se caractérise par des VPD_{air} plus élevé quelle que soit la période et celui de Bomono par les valeurs les plus

faibles. Les valeurs moyennes globales de VPD_{air} sont de l'ordre de 0.49 ± 0.16 kPa (essais) et 0.65 ± 0.15 (20 ans) à Bomono, de 0.80 ± 0.23 et 0.82 ± 0.14 à Njombé et de 0.54 ± 0.13 et 0.57 ± 0.19 à Bansoa. Il découle de ces observations un abaissement général des VPD_{air} au cours des expériences en comparaison aux données de vingt ans quel que soit le site.

Comme illustré dans la figure 2.4G, la vitesse moyenne maximale mensuelle du vent pendant les vingt ans à Bansoa a été plus importante (140 km/jr) que celle relevée à Bomono (110 km/jr). Quant aux moyennes globales, elles fluctuent dans le même ordre de grandeurs (93.68 ± 10.82 km/jr à Bomono et 120.05 ± 10.82 à Bansoa). Ces vitesses sont plus accentuées en saison sèche qu'en période humide. A cause d'un mauvais fonctionnement du capteur de la vitesse du vent, nous n'avons pas pu obtenir cette variable à Njombé. Cependant, on pourrait penser que la vitesse du vent enregistrée dans la localité de Njombé serait proche des valeurs moyennes du site de Bomono si on se réfère aux données topographiques des deux sites.

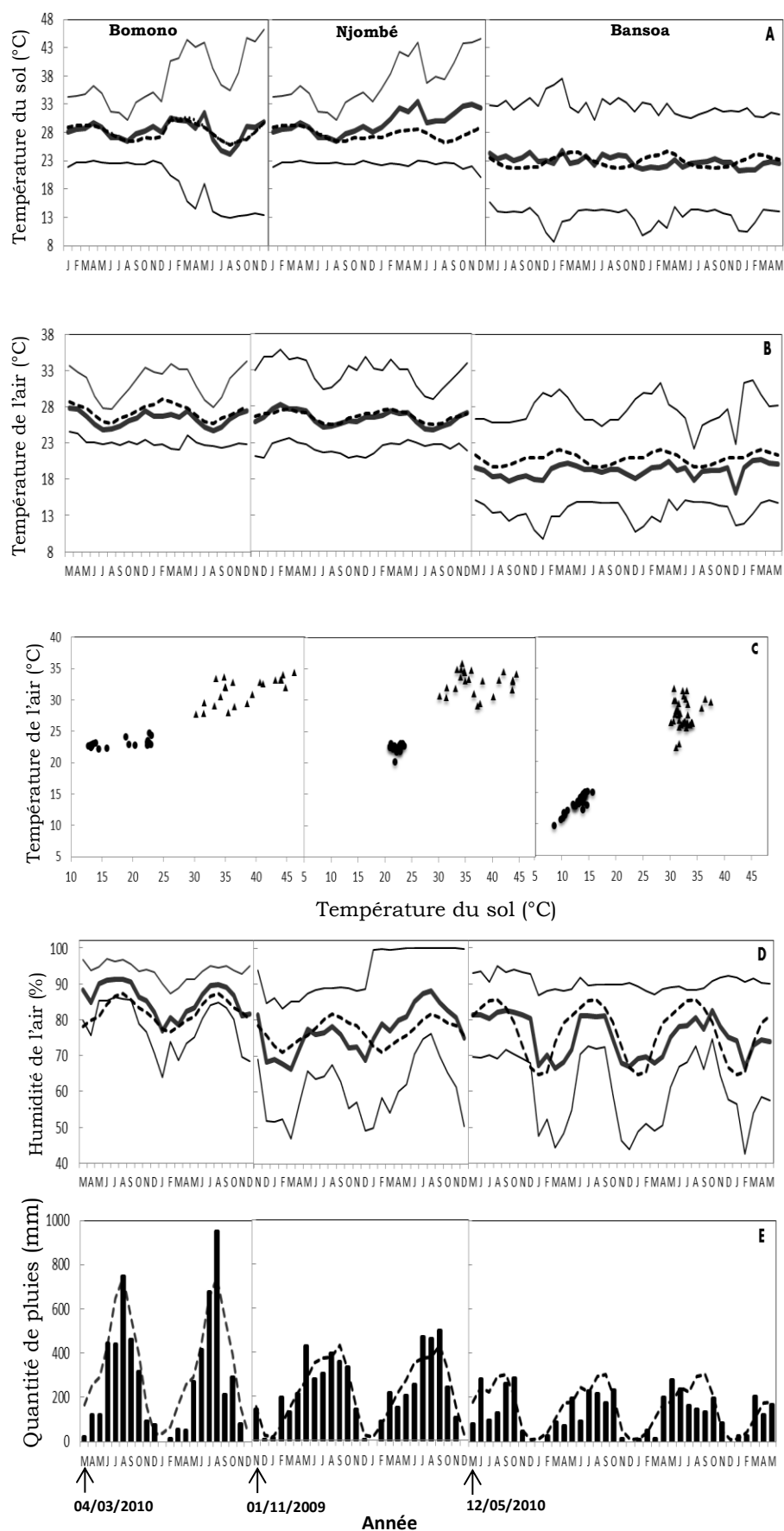
A la lumière de la figure 2.4H, on constate que la répartition annuelle de l'insolation mensuelle diffère d'un site à l'autre. Le nombre d'heures de soleil par jour durant les périodes de sécheresse a été plus marqué à Bansoa (7 h/jr) qu'à Njombé et Bomono (5.5 h/jr). A contrario, on a relevé pendant la saison humide de très faibles insolutions journalières (environ 2 à 2.5 h en plaine et de 2.5 à 3 h en altitude) entre juin et septembre avec un pic au mois d'août quel que soit le site. Sur les moyennes annuelles, l'insolation pendant les vingt ans est restée presque similaire dans les trois sites: 4.32 ± 1.14 (Bomono); 4.45 ± 0.89 (Njombé) et 4.58 ± 1.10 h/jr (Bansoa).

L'observation de la figure 2.4I stipule que l'évolution mensuelle du rayonnement global ($MJ.m^{-2}$) a très faiblement bougé au cours des vingt dernières années entre le site de Bomono et celui de Njombé. Il a été plus important en période sèche qu'en période humide dans tous les environnements étudiés. Le site de Bansoa se distingue par des radiations globales plus importantes dont les minima et les maxima sont de l'ordre de 419-543 $MJ.m^{-2}.mois^{-1}$ en comparaison à Bomono (378-530) et Njombé (388-524). Les moyennes globales durant les vingt

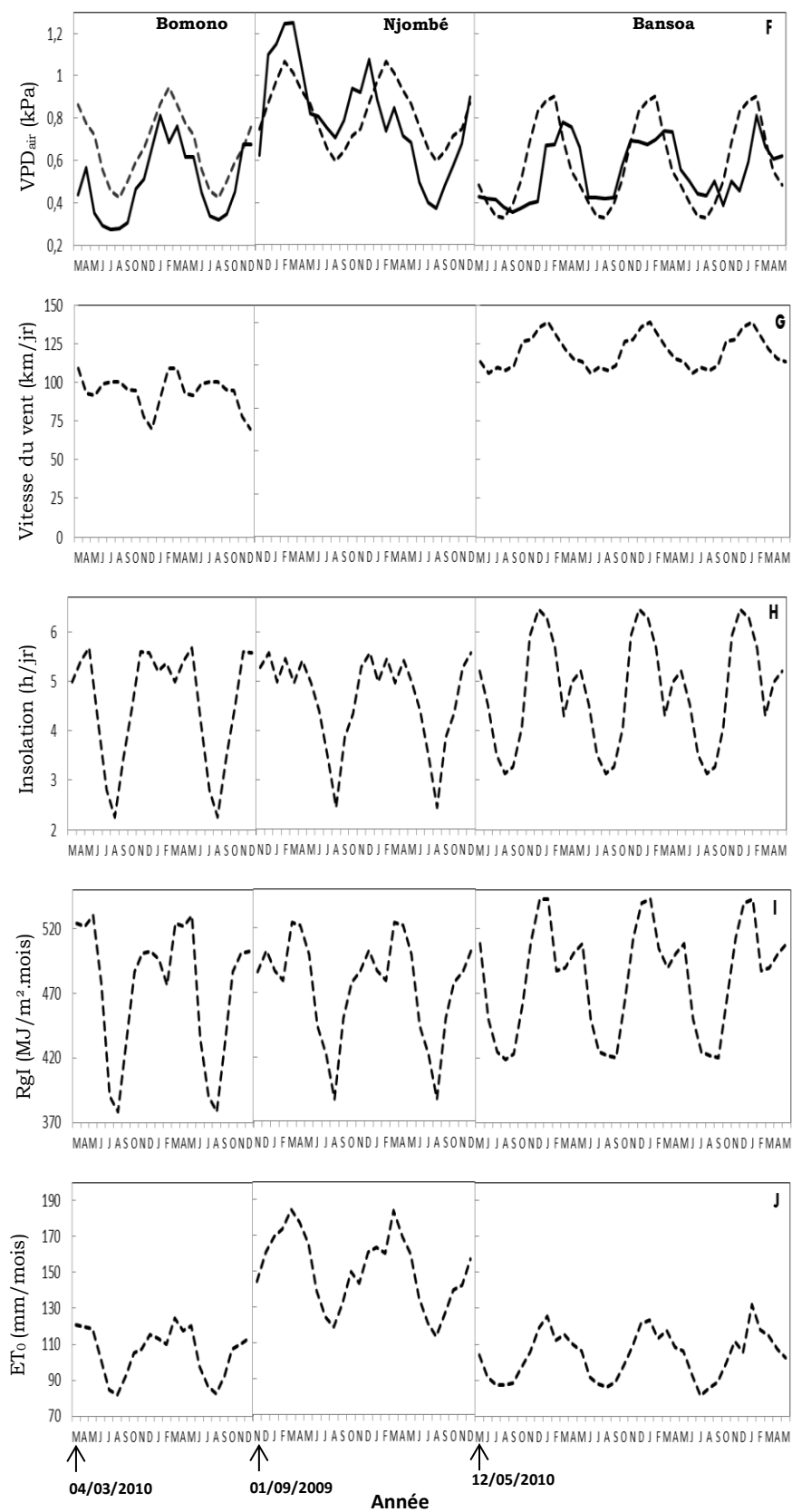
dernières années ont suivi la même allure: 473.51 ± 50.92 MJ.m⁻²; 474.86 ± 37.95 et 481.36 ± 41.89 respectivement à Bomono, Njombé et Bansoa. Cette variabilité du rayonnement global constatée en plaine et en montagne pourrait être due à la pente, l'altitude, la latitude et l'état atmosphérique (ciel plus ou moins nuageux) (Guyot, 1999).

La figure 2.4J montre en général que l'évapotranspiration de référence observée à Njombé surclasse celle de Bomono et de Bansoa quelle que soit la saison. Les moyennes globales tout au long des expérimentations sont de l'ordre de 105.60 ± 13.26 mm/mois (Bomono); 150.72 ± 20.11 (Njombé) et 103.84 ± 13.04 (Bansoa). Ces résultats pourraient être expliqués par une demande évaporative plus importante du sol de Njombé et une forte transpiration des géotypes étudiés principalement pendant la saison sèche. Les minimums mensuels sont de 82 mm (Bomono et Bansoa) et 114 mm (Njombé). Quant aux maximums, ils varient de 110; 132 et 185 mm/mois respectivement à Bomono, Bansoa et Njombé.

La figure 2.4K comptabilise la différence entre les apports mensuels (irrigations où arrosages et précipitations) et pertes (évapotranspiration de référence) en eau dans chacun des sites. Les moyennes globales de la demande en eau théorique tout au long des expérimentations sont extrêmement variables entre les sites et au sein d'un site: 180.65 ± 272.06 mm/mois (Bomono); 125.15 ± 166.03 (Njombé) et 30 ± 101.60 (Bansoa). Celle-ci résulte des variations de températures, de rayonnement solaire et d'apport en eau durant les périodes sèches et humides. Nous remarquons que les réserves hydriques sont plus importantes à Bomono. En général, les réserves en eau disponibles dans le sol sont notées en pleine saison humide où le stock hydrique est très importante principalement aux mois de juillet et août quel que soit le site. En revanche, les pertes s'avèrent plus significatives à Bansoa. Les périodes de déficit hydrique sont notamment enregistrées aux mois de novembre, décembre, janvier et février dans la quasi-totalité des essais. Il est probable que les gains et/ou les pertes en eau soient influencés par le type de sol notamment la texture et la structure, la demande climatique en eau, le stade de croissance du couvert végétal et son état sanitaire.



CHAPITRE 2 - CARACTERISATION PEDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPERIMENTAUX



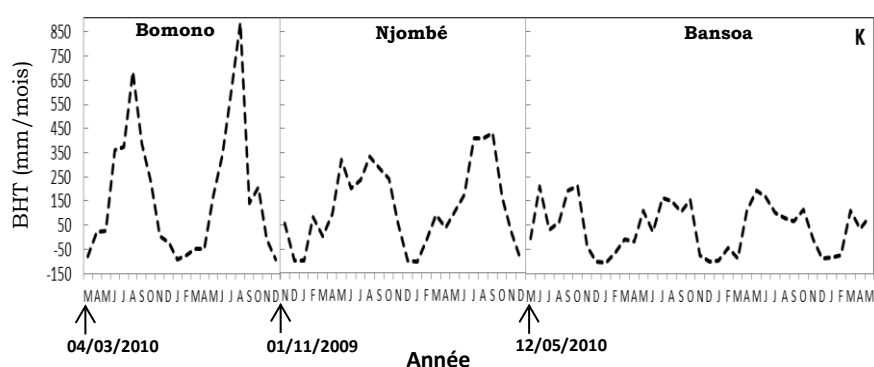


Figure 2.4 (A à K). Evolution des données climatiques des trois sites.

A l'exception du graphe (A), les courbes en pointillés représentent des données moyennes sur 20 ans et les courbes en trait plein représentent les données observées durant les saisons expérimentales.

(A)-Température moyenne mensuelle au sol durant les expérimentations (7 h et 13h):

- A 50 cm de profondeur: traits gras interrompus

- A 10 cm du sol: traits continus gras

- Minimum et maximum (10 cm): Traits continus fin

(B)-Température moyenne mensuelle de l'air (expérimentations et 20 ans)

(C)-Moyennes mensuelles de la température de l'air (en ordonnées) en fonction de la température du sol (en abscisse) dans les parcelles expérimentales:

- Rond plein: température de l'air minimale en fonction de la température du sol à 10 cm (7H)

- Triangle: température maximale de l'air en fonction de la température du sol à 10 cm (13H).

(D)-Humidité de l'air moyenne mensuelle (expérimentations et 20 ans)

(E)-Précipitations cumulées mensuelles (expérimentations et 20 ans)

(F)-Déficit de pression de vapeur de l'air (VPD_{air}), mensuel moyen (expérimentations et 20 ans)

(G)-Vitesse moyenne mensuelle du vent au cours des vingt dernières années

(H)-Insolation moyenne mensuelle au cours des vingt dernières années

(I)-Rayonnement solaire (R_{gl}) moyen mensuel au cours des vingt dernières années

(J)-Evapotranspiration de référence (ET_0) moyenne mensuelle pendant les expérimentations

(K)-Bilan hydrique théorique (BHT) moyen mensuel pendant les expérimentations

L'axe des abscisses correspond à l'initiale des mois de l'année.

Traits interrompus (vingt dernières années); traits continus (données expérimentales) en gras: moyenne des essais; en traits continus fin: maximums et minimums

2.3.3. Variabilité de la disponibilité en eau

Les variations moyennes mensuelles de potentiel hydrique (Ψ_w) des trois types de sol durant toute l'expérimentation sont consignées dans le tableau 2.6. Dans les trois essais de cette étude, le Ψ_w du sol est resté supérieur à -80 cbar (1 cbar = 1 kPa). De manière globale, des effets importants ($P < 0.0001$) ont été enregistrés à 30 et 60 cm de profondeur respectivement à 7 et 13h. Le dessèchement du sol est légèrement plus important dans l'après-midi quel que soit le site. Aucun effet n'a été relevé à 90 cm quel que soit le type de sol étudié. On observe aisément tout au long des mesures un dessèchement respectif des sols de Bomono, Njombé et Bansoa dans les différents horizons de surface où le volume et la densité des racines seraient plus importants. Le sol de

Bansoa semble être plus en difficulté en ce qui concernerait la disponibilité en eau dans les différents horizons. La visualisation de la figure 2.5 montre que les valeurs extrêmes de Ψ_w des trois sols varient moyennement entre -4 (pleine saison humide) et -76 cbar (pleine saison sèche). Les fluctuations sont sensiblement similaires au sein des trois sites pendant les différentes saisons de l'année. Les tensiomètres de surface ont subi les plus fortes variations de Ψ_w de sol particulièrement en périodes sèches. Ceci serait probablement dû au fait que le sol dans les premiers centimètres, serait soumis directement aux fortes fluctuations des facteurs climatiques. Les périodes de déficit en eau du sol coïncident avec la saison sèche et sont globalement relevés dans tous les sites de novembre à mars avec un pic à -76 cbar entre décembre et janvier. D'une manière générale, il est considéré qu'au-dessus d'un Ψ_w du sol de -30 kPa (en particulier le bananier) les plantes sont en confort hydrique (Lassoudière, 2007; Veen et al., 1992). Toutefois, certains travaux ont montré que la croissance du bananier est réduite lorsque le Ψ_w sol passe de -10 à -30 kPa. Pour la plupart des légumineuses, le seuil est situé à -100 kPa. Lassoudière (2007) soutient qu'entre 0 et - 7.5 cbar, le sol est trop humide et on observe des difficultés de croissance racinaire chez le bananier (*Musa spp.*). Le fait que le sol de Bansoa présente plusieurs pics s'explique par la durée du cycle qui est plus long compte tenu des faibles températures conjuguées à la sécheresse enregistrées dans cette localité. Il en ressort de ces différentes observations un profil hydrique similaire des différents sols qui tranche globalement les deux grandes saisons climatiques de l'année. Ce qui différencie les sols est davantage la durée de la période de déficit.

Les mesures de teneur en eau volumique (θ_w) réalisées à l'aide des pressions de Richards à des potentiels matriciels (Ψ_m) compris entre - (1 et 16112) cm sont présentées dans la figure 2.6A. Sur base de ces mesures, la capacité de rétention d'eau (quantité d'eau disponible pour la plante) a été estimée pour les trois types de sol (Tableau 2.7). La comparaison des caractéristiques de rétention en eau montre de très hautes différences dans l'ensemble des trois sites ($P < 0.0001$). Globalement, des effets significatifs ont été enregistrés entre le sol de Bomono et ceux de Njombé et Bansoa (Tableau 2.8). Les variations de θ_w sont très importantes entre le sol de Bomono et les sols de Njombé et

Bansoa. Celles-ci sont plus marquées dans les gammes de faibles suctions notamment au point de saturation (pF_0) entre les sols fortement sableux (Bomono) et les deux autres types de sols (Njombé et Bansoa). À Njombé et Bansoa, on observe une faible diminution continue de la θ_w presque sensiblement identique entre pF_0 jusqu'au voisinage du point de flétrissement permanent ($pF_{4.2}$), où les pentes des deux courbes sont moins accentuées qu'à Bomono. Toutefois, entre pF_1 et pF_4 , la vidange en eau du sol dans ces deux sites est plus marquée qu'entre pF_0 et pF_1 . À Bomono par contre, on note un infléchissement remarquable de l'évolution de θ_w qui baisse drastiquement à partir de pF_1 jusqu'à pF_4 avant de se stabiliser à l'approche de $pF_{4.2}$. Cette brusque diminution de θ_w à Bomono indiquerait une vidange régulière de pores des agrégats du sol. La faible porosité combinée à la faible capacité de rétention de ce type de sol (sableux) contrairement aux deux autres sols seraient responsables des observations enregistrées aux figures 2.6 (A et B). La très faible réserve en eau utile (RU, %) du sol (Figure 2.6B) dans les différentes parcelles de Bomono est donc une conséquence de l'épuisement rapide de θ_w . Ces résultats corroborent les observations texturaux de ce type de sol enregistrés ci-dessus (Tableau 2.1). De très faibles variations de θ_w ont été enregistrées entre les sites de Njombé et de Bansoa à partir de pF_1 jusqu'au point de flétrissement permanent ($pF_{4.2}$). Les différents points d'infléchissement sont quasiment similaires après saturation. La forte capacité de rétention en eau dans ces deux types de sols serait très probablement imputable à leur teneur plus élevée en matière organique (Chalhoub, 2010). Toutefois, des effets hautement importants ont été notés en ce qui concerne la RU dans les trois sols ($P < 0.0001$). Le dessèchement moyen du sol est significativement moins important à Njombé (27.80%) qu'à Bansoa (22.77%) et Bomono (10.00%). L'écart entre les trois courbes pourrait être lié à l'arrangement géométrique des particules de sol, de leur agrégation (structure, porosité), de la texture et d'autres phénomènes chimiques et biologiques dans les différents types sols étudiées (Kutilec et Nielsen, 1994; Chollat, 2005).

Une seconde analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur un ensemble de huit variables dont six d'ordre climatique et deux caractéristiques de la disponibilité en eau du sol (Figure 2.7). Chaque

variable est représentée deux fois dans l'ACP (saison sèche *vs* saison humide). La disponibilité en eau du sol a en plus été réalisée sur la durée de la période durant laquelle le potentiel hydrique du sol (Ψ_w) est inférieur à -30 cbar. Les deux premières composantes cumulent une variance expliquée de 100%. La première composante (72%) révèle une opposition très forte entre les Ψ_w relevés durant les deux saisons (humide et sèche) et la durée de la saison sous -30 cbar. Les observations similaires sont relevées pour les variables températures, insolation, précipitations relevée en saison humide, humidité relative de l'air notée en saison sèche. Cette première composante est très représentative du potentiel en eau du sol durant toutes les deux saisons à Bomono et Njombé (forces de ses sites) en opposition Bansoa (faiblesses) où on enregistre une longue période sous -30 cbar.

L'axe 2 (28% de la contribution totale) traduit essentiellement les composantes climatiques et la réserve utile (RU) au cours des deux saisons. Les principales variables ET_0 , RU et dans une moindre mesure l'insolation et le rayonnement globale en saison humide sont corrélées fortement entre-elles et s'opposent à l'humidité relative notée en saison humide. Cet axe reprend les forces du site de Njombé et dans une moindre mesure celles de Bomono (en dehors du RU) par opposition au site de Bansoa (avec néanmoins une RU importante).

Tableau.2.6. Comparaison moyennes globales de potentiel hydrique des sols

Site	Profondeur du sol					
	30 cm		60 cm		90 cm	
	7h	13h	7h	13h	7h	13h
Bomono	-12.86± 0.61 ^a	-15.23± 0.61 ^a	-11.33± 0.53 ^a	-13.43± 0.53 ^a	-12.48± 0.48 ^a	-13.78± 0.48 ^a
Njombé	-19.99± 0.63 ^b	-20.96± 0.64 ^b	-20.37± 0.55 ^b	-20.97± 0.55 ^b	-19.55± 0.50 ^a	-20.07± 0.50 ^a
Bansoa	-33.05± 0.5 ^c	-34.81± 0.50 ^c	-33.00± 0.44 ^c	-34.40± 0.44 ^c	-37.91± 0.40 ^a	-39.31± 0.39 ^a

Les valeurs sont des moyennes de 5 répétitions dans chaque site. Chaque moyenne est suivie d'une erreur standard (M±ES). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont pas statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5 % d'après le test de Fisher. Les profondeurs à Njombé sont de 10; 20 et 30 cm, ce qui est expliqué par une induration trouvée dès 40 cm dans le sol.

EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

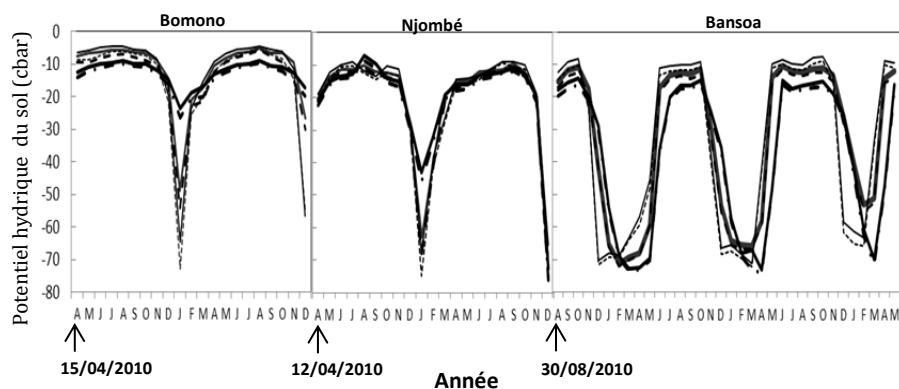


Figure 2.5. Variation du potentiel hydrique des trois sols (ψ_w , cbar)

A gauche: Bomono; au milieu: Njombé, à droite: Bansoa

(7h en trait continu: fin_30cm; moyen_60cm; gras_90cm);

(13h en tirets interrompus: fin_30cm; moyen_60cm; gras_90cm);

Les dates abrégées par le début de chaque lettre du mois sont portées en abscisses.

(Profondeurs: 30; 60 et 90 cm: Bomono et Bansoa; Les profondeurs à Njombé sont de 10; 20 et 30 cm)

Tableau 2.7. Effets principaux et d'interactions les traits hydrodynamiques

Source de variation	DDL	θ_w	RU
Site	2	<0.0001	<0.0001
Bloc	4	0.985	n.d.
Site*bloc	8	1.000	n.d.

Résultats de l'analyse de la variance pour des effets principaux et d'interactions de sites et blocs en ce qui concerne les paramètres hydrodynamiques étudiés.

Teneur en eau volumique (θ_w , $\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$), réserve en eau utile du sol, $RU = pF_{2.5} - pF_{4.2}$ en %;

(n = 5 par site), non déterminé (n.d.); nombre de degrés de liberté (DDL)

Tableau 2.8. Comparaison des moyennes des traits hydrodynamiques

Site	Traits hydriques	
	θ_w (%)	RU (%)
Bomono	24.40,±2.22 ^a	10.00±0.87 ^a
Njombé	45.49±0.22 ^b	27.81±0.87 ^b
Bansoa	46.10±0.22 ^b	22.77±0.87 ^c

Comparaison des moyennes des traits hydrodynamiques des sites étudiés. Les valeurs de θ_w du sol sont des moyennes de 5 répétitions (n) correspondant aux 11 points portés à la figure 2.5A ci-dessous. Les valeurs de RU sont des moyennes de 5 répétitions par site qui correspondent aux différences entre les $pF_{2.48}$ et à $pF_{4.2}$ dans chaque parcelle expérimentale (Figure.2.5B). Chaque moyenne est suivie d'une erreur standard (M±ES). Les moyennes suivies de la même lettre dans la même colonne ne sont statistiquement différentes au seuil de probabilité de 5 % d'après le test de Fisher.

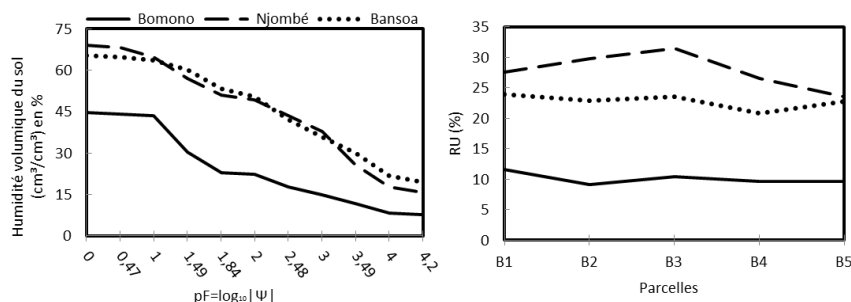


Figure 2.6A: Courbe de rétention hydrique des sols.

En abscisse, valeurs de succion.

Figure 2.6B: Variation de la réserve utile en eau (RU, %) par parcelle (B1 à B5)

(n = 5 par site)

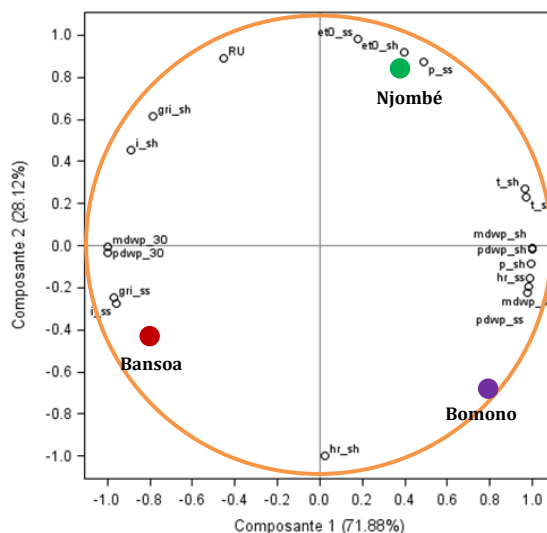


Figure 2.7. ACP des traits climatiques et de la disponibilité en eau des sols.

Cercle de corrélation de quelques caractéristiques climatiques et de la disponibilité en eau des sols et projection de variables.

Position des sites par type de sol, plan (1, 2)

Température moyenne de l'air en saison sèche (t_{sh} , °C)

Température moyenne de l'air en saison sèche (t_{ss} , °C)

Humidité relative de l'air moyenne en saison humide (hr_{sh} , %)

Humidité relative de l'air moyenne en saison sèche (hr_{ss} , %)

Précipitation moyenne journalière en saison humide (p_{sh} , mm)

Précipitation moyenne journalière en saison sèche (p_{ss} , mm)

Insolation moyenne journalière en saison humide (i_{sh} , h)

Insolation moyenne journalière en saison sèche (i_{ss} , h)

Evapotranspiration de référence moyenne journalière en saison humide (ET_{0sh} , mm)

Evapotranspiration de référence moyenne journalière en saison sèche (ET_{0ss} , mm)

Rayonnement solaire moyen journalier en saison humide (rgi_h , MJ/m²)

Rayonnement solaire moyen journalier en saison humide (rgi_{ss} , MJ/m²)

Potentiel hydrique moyen journalier en saison humide à 7h ($pdwp_{sh}$, cbar)

Potentiel hydrique moyen journalier en saison humide à 13h ($mdwp_{sh}$, cbar)

Potentiel hydrique moyen journalier en saison sèche à 7h ($pdwp_{ss}$, cbar)

Potentiel hydrique moyen journalier en saison sèche à 13h ($mdwp_{ss}$, cbar)

Potentiel hydrique moyen journalier en dessous de -30 cbar à 7h ($pdwp_{30}$)

Potentiel hydrique moyen journalier en dessous de -30 cbar à 13h ($mdwp_{30}$)

Réserve utile en moyenne journalière (ru).

2.4. CONCLUSION

Partant du tableau 2.9, nous avons essayé de résumer les différentes forces et faiblesses des sols et climats des trois localités. Les localités retenues pour cette étude offrent des scénarios contrastés en termes de disponibilité en eau (capacité de rétention en eau du sol, potentiel hydrique du sol), de conditions climatiques (températures, humidités relatives, précipitations, évapotranspiration de référence, besoin en eau théorique,...) et de fertilité du sol (propriétés physiques, teneurs en éléments nutritifs) La combinaison de ces facteurs permettra dès lors d'évaluer la croissance et le rendement des nouveaux hybrides de plantains dans les différentes zones agro-pédoclimatiques. Néanmoins, le fait que plusieurs facteurs varient de manière confondante entre certains sites implique que toute comparaison de site soit réalisée avec précaution.

Le site de Bansoa serait presque aussi appréciable sur l'angle de la fertilité des sols que celui de Njombé (andosol) pour la culture du plantain. Par contre, les traits de sols de Bomono (ferrallitiques jaune très pauvre) pourraient fortement être moins appréciables pour cette culture à cause d'un pH_{eau} presque acide, d'un faible taux de matières organiques et particulièrement les faibles niveaux de taux de saturation en bases, les faibles teneurs en cations échangeables (K, Mg, Ca) et des teneurs élevées en Al et H qui très probablement semblent tous contribuer à la faible fertilité de ce type de sol. Ces principales caractéristiques limiteraient la vigueur, la croissance et le rendement des plantes de plantain dans ce dernier site.

Au niveau de la disponibilité en eau, les trois sites se distinguent également. La réserve en eau très faible à Bomono est compensée par un régime de précipitations élevées, mais les propriétés hydrauliques du sol font que le site reste sensible durant la saison sèche. A l'opposé le site de Bansoa dispose d'une réserve en eau importante, mais la durée prolongée de la saison sèche et les conditions climatiques et atmosphériques mènent à une réduction du potentiel hydrique durant une période prolongée susceptible d'affecter la croissance des plantes.

CHAPITRE 2 - CARACTERISATION PEDO-CLIMATIQUE DES SITES EXPERIMENTAUX

Tableau 2.9. Forces et faiblesses des trois sites.

Moyennes des principales propriétés des sols et climats des trois sites.

Forces (hachurées en vert) et faiblesses (hachurées en jaune)

	Principales caractéristiques	Sites		
		Bomono	Njombé	Bansoa
Propriétés physiques des sols	Matière organique (MO, %)	2.65 – 4.06	9.30 – 10.57	8.07 – 8.97
	Granulométrie (G, %)	80.17 – 82.04 Sablo-limoneuse	10.24 – 31.38 limoneuse	32.85 – 34.54 Argilo-limoneuse
	Potentiel hydrique du sol (Ψ_w , cbar) en saison sèche respectivement à 7H et 13h	-27.40 à -30.42	-41.00 à -44.00	-60.40 à -61.50
	Reserve en eau utile (RU, %)	9.18 – 11.53	23.61 – 31.44	20.77 – 23.91
Propriétés chimiques des sols	pH _{eau}	5.13 – 5.41	6.50 – 6.56	6.62 – 6.72
	Potassium éch.(K, cmol _c .kg ⁻¹)	0.04 – 0.11	0.95 – 1.35	1.10 – 1.78
	Somme des bases échangeables (SBE, cmol _c .kg ⁻¹)	0.89 – 1.53	15.89 – 18.37	14.99 – 15.79
	Capacité d'échange cationique (CEC _{pH7} , cmol _c .kg ⁻¹)	4.80 – 5.97	37.58 – 44.55	26.27 – 30.08
	Capacité d'échange cationique effective (ECEC, cmol _c .kg ⁻¹)	2.67 – 3.17	15.89 – 18.37	15.35 – 16.19
	Taux d'acidité d'échange (TAE, %)	50.36 – 67.75	-	2.14 – 2.54
	Réserve totale en bases (TRB, cmol _c .kg ⁻¹)	4.53 – 7.26	334.02 – 363.58	142.83 – 151.84
Variables climatiques mensuelles	quantité d'eau apportée en saison sèche (mm)	Arrosage: 20	Irrigation: 60	Arrosage: 20
	Quantité de pluies (mm)	0 – 951	0 – 498.79	0 – 287.70
	Température de l'air (T _{moy} , C°)	24.73 – 27.84	24.72 – 28.28	16.07 – 20.71
	Humidité relative de air (HR _{moy} , %)	76.95 – 91.29	66.19 – 88.05	66.47 – 82.68
	Vitesse du vent (VV, km/jr)	69.94 – 109.18	-	105.74 – 138.65
	Evapotranspiration de référence (ET _o , mm/mois) (20 ans)	82.14 – 124.31	113.46 – 184.76	81.53 – 132.06
	Bilan hydrique théorique (BHT, mm/mois) (20 ans et Essais)	-93.46 à 888.54	-103.37 à 431.90	-105.55 à 212.20
Principale maladie fongique	Maladie des raies noires (MRN). Agent responsable: <i>Mycosphereella fijiensis</i>	présence	présence	absence

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le projet PIC-Cameroun (Coopération Universitaire au Développement, Communauté Française de Belgique) et par une bourse de doctorat octroyée par l'Université catholique de Louvain. Les auteurs tiennent à remercier Mr. M. Nguidjoï, S. Nandjoum, A. Pieppie, M. Djoubissié, B. Djithe, W. Nguefack, B. Kengni et B. Nguidjoy du CARBAP de leur support en ce qui concerne la gestion des parcelles expérimentales et pour la collecte des données de bases à Bansoa, Njombé et Bomono.

REFERENCES

- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration- Guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrig. Drain. Pap. 56.
- Aubert, G., and Segalen, P. (1966). Projet de classification des sols ferrallitiques. Cah. ORSTOM. Série Pédologie 4, 97–112.
- Baize, D. (2000). Guide des analyses en pédologie: choix, expression, présentation, interprétation (Paris, France) 257 p. p.
- Balesdent, J., Pétraud, J.-P., and Feller, C. (1991). Effets des ultrasons sur la distribution granulométrique des matières organiques des sols. Sci. Du Sol 29, 95–106.
- Blake, and Hartge (1986). Bulk density. In In Methods of Soil Analysis, Part 1, Physical and Mineralogical Methods, A. (ed. . Klute, ed. (Am. Soc. Agr., Madison, Wisconsin, USA), pp. 363–375.
- Boyadgiev, T.G. (1980). Création d'un service des sols. Haute Volta. Etats des connaissances des sols. D P / UPV/74/007. Rapport technique 1. (Rome, Italie).
- Chalhoub, M. (2010). Effet de l'apport de composts sur la dynamique hydrique du sol, la disponibilité de l'azote pour la culture et le lessivage du nitrate: cas d'un sol limoneux cultivé au bassin parisien. Université de Paris-Sud 11 254 p.
- Chollat, J.C. (2005). La mesure de la conductivité hydraulique dans les sols. Choix des méthodes. (Paris, France) 720 p.
- Christopher, T.B.S., and Mokhtaruddin, A.M. (1996). A computer program to determine soil textural class in 1-2-3 for Windows and Excel. Soil Plant Anal. 27, 2315–2319.
- Clarke, D., Smith, M., El-Askari, K. (1998). New software for crop water requirements and irrigation scheduling. J. Int. Comm. Irrig. Drain. 47, 45–58.
- Delstanche, S. (2011). Drivers of soil fertility in smallholder banana systems in the African Great Lakes Region. Université Catholique de Louvain, Belgium 490 p.
- Delvaux, B. (1988). Constituants et propriétés de surface des sols dérivés de pyroclastes basaltiques du Cameroun occidental: Approche génétique de leur fertilité. Université Catholique de Louvain, Belgique 335 p.
- Delvaux, B. (1989). Rôle des constituants de sols volcaniques et de leurs propriétés de charge dans le fonctionnement de l'agrosystème bananier au Cameroun. Fruits 44, 309–319.
- Delvaux, B. (1995). Soils. In Bananas and Plantains, S. Gowen, ed. (CHAPMAN & HALL), pp. 230–257.
- Delvaux, B., Herbillon, A.J., and Vielvoye, L. (1989). Characterization of a weathering sequence of soils derived from volcanic ash in Cameroon. Taxonomic, mineralogical and agronomic implications. Geoderma 45, 375–388.

- Delvaux, B., Lassoudière, A., and Perrier, X. (1986). Influence des conditions pédologiques et des techniques culturales sur la production bananière du Cameroun. Enquête-diagnostic: IV-V-VI. Rev. Sci. Tech. Série Sci. Agron. Zootech. 2, 5–45.
- Delvaux, B., Guyot, P. (1989). Caractérisation de l'enracinement du bananier au champ. Incidences sur les relations sol-plante dans les bananeraies intensives de la Martinique. Fruits 44, 633–647.
- Dugain, F. (1960). Etude sur la fertilité des sols de la plaine bananière du Cameroun. Fruits 15, 153–168.
- Elong, J.G. (2003). Les plantations villageoises de palmier à huile de la Socapalm dans le bas-Moungo (Cameroun): un projet mal intégré aux préoccupations des paysans. Les Cahiers d'Outre-Mer 224, 1–11.
- Guyot, G. (1999). Climatologie de l'environnement. (Paris, France: DUNOD) 525 p.
- Hassink, J. (1994). Effects of soil texture and grassland management on soil organic C and N and rates of C and N mineralization. Soil Biol. Biochem. 26, 1221–1231.
- Henriet, C. (2008). Silicon in banana (*Musa* spp.): a soil-plant system approach. Université Catholique de Louvain 249 p.
- Hopkins, W.G. (2003). Physiologie végétale (De Boeck Supérieur) 515 p.
- Kengne, J. (2004). L'enquête sur la sélection végétale et la biotechnologie (Yaoundé, Cameroun) 27 p.
- Kengue, J. (2004). L'enquête sur la sélection végétale et la biotechnologie (Cameroun) (Yaoundé, Cameroun) 27 p.
- Klute, A. (1986). Physical and mineralogical methods. In Methods of Soil Analysis., A. Klute, ed. (Madison), p. 1188.
- Kutilec, M., Nielsen, D.R. (1994). Soil Hydrology (Gremlingen-Destedt, Germany: Catena Verlag).
- Landon, J.R. (1991). Booker tropical soil manual: a handbook for soil survey and agricultural land evaluation in the tropics and subtropics. (Oxon, UK: Longman Scientific & Technical) 532 p.
- Lassoudière, A. (2007). Le bananier et sa culture (Paris, France) 383 p.
- Lembe Leumbe, O., Bitom, D., Tematio, P., Temgoua, E., and Lucas, Y. (2005). Etude de sols ferrallitiques à caractères andiques sur trachytes en zone de montagne humide tropicale (Mont Bamboutos - Ouest Cameroun). Etude Gest. Des Sols 12, 313–326.
- Letouzey, R. (1958). Phytogéographie camerounaise. Notice explicative de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/200 000 ((Atlas Cameroun): Publ. ORSTOM ACH21).
- Martin, D., and Segalen, P. (1966). Notice explicative. Carte pédologique du Cameroun oriental au 1/1 000 000, (Yaoundé, Cameroun: ORSTOM) 133 p.
- Muhinda, J.J., Nzeyimana, I., Bucagu, C., and Culot, M. (2009). Caractérisation physique, chimique et microbiologique de trois sols acides tropicaux du

- Rwanda sous jachères naturelles et contraintes à leur productivité. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 13, 545–558.
- Murray, E.J., and Sivakumar, V. (2010). *Unsaturated Soils: A fundamental interpretation of soil behaviour* (John Wiley & Sons) 304 p. p.
- Noupadja, P. (2001). Bilan de 42 ans de données pluviométriques sur la station météorologique IRAD/CRBP de Njombé (Njombé, Cameroun) 19 p.
- Noupadja, P., Tomekpe, K., and Youmbi, E. (2007). Évaluation d'hybrides tétraploïdes de bananiers plantains (*Musa* spp.) résistants à la maladie des raies noires créés au Cameroun. *Fruits* 62, 77–88.
- Opfergelt, S. (2008). Silicon cycle in the soil-plant system: biogeochemical tracing using Si isotopes. Université Catholique de Louvain 311 p.
- Pallo, F.J.P., Sawadogo, N., Zombré, N.P., and Sedogo, M.P. (2009). Statut de la matière organique des sols de la zone nord-soudanienne au Burkina Faso. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 13, 139–142.
- Pauwels, J., Van-Ranst, E., Verloo, M., and Mvondo Ze, A. (1992). *Manuel de Laboratoire de Pédologie - méthodes d'analyses de sols et de plantes ; équipement et gestion des stocks de verrerie et de produits chimiques.* (Bruxelles, Belgium: Publications Agricoles) 180 p.
- Rharrassi, F.K. (2008). Caractérisation du comportement de la matière organique vis-à-vis des éléments traces métalliques (Cu, Ni, Pb) dans les effluents industriels et les aquifères dans une BVE de Douala-Bassa (Cameroun). *Dschang* 42 p.
- SAS Institute Inc. (2010). *SAS OnlineDoc® 9.2* (Cary NC: SAS Institute).
- Segalen, P. (1968). Les sols Ando ou Andosols. ORSTOM, ed. (IRD), p. 8.
- Shoji, S., Nanzyo, M. and Dahlgren, R.A. (1993). Volcanic Ash Soils. *Geoderma* 7–33.
- Sieffermann, G. (1959). Premières déterminations des minéraux argileux des sols du Cameroun. In *Conférence Interafricaine Des Sols*, 3, Dalaba (GIN), CCTA, ed. (IRD, France), pp. 139–150.
- Sieffermann, G. (1969). Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun 183 p. p.
- Sieffermann, G. (1973). Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun: variations pédologiques et minéralogiques du milieu équatorial au milieu tropical (Paris, France: MEMOIRES ORSTOM, 66) 153 p. p.
- Smith, M. (1992). *CROPWAT: A computer program for irrigation planning and management* (Rome: FAO) 123 p.
- Sys, C. (1985). Land Evaluation. In *Administration Générale de La Coopération Au Développement*, (Brussels), pp. 319–322.
- Tchatat, C. (2006). Conférence internationale sur la réforme agraire et le développement rural (CIRADR). (Cameroun) 16 p.
- Tematio, P., Kengni, L., Bitom, D., Hodson, M., Fopoussi, J.C., Leumbe, O., Mpakam, H.G., and Tsozué, D. (2004). Soils and their distribution on Bamboutos volcanic mountain, West Cameroon highland, Central Africa. *African Earth Sci.* 39, 447–457.

- Tematio, P., and Olson, K.R. (1997). Impacts of industrialized agriculture on land in Bafou, Cameroon. *J. Soil Water Conserv.* 52, 404–405.
- Tron, G., Isbérie, C., and Chol, P. (2000). *La tensiométrie pour piloter les irrigations: une gestion raisonnée de la ressource en eau* (Educagri Editions) 247 p.
- Van-Ranst, E., Verloo, M., Demeyer, A. and, and Pauwels, M.J. (1999). *Manual for the Soil Chemistry and Fertility Laboratory-Analytical Methods for Soils and Plants, Equipment, and Management of Consumables* (NUGI 835, Gent, Belgium) 243 p.
- Veen, B.W., Van-Noordwijk, M., De Wilingen, P., Boone, F.R., and Kooistra, M.J. (1992). Root-soil contact of maize, as measured by a thin-section technique. III. Effects on shoot growth, nitrate and water uptake. *Plant Soil* 139, 131–138.
- Yerima, B.P.K., and Van Ranst, E. (2005). *Major Soil Classification Systems Used in the Tropics: Soils of Cameroon* 312 p.
- Zech, W., Senesi, N., Guggenberger, G., Kaiser, K., Lehmann, J., Miano, T.M., Miltner, A., and Schroth, G. (1997). Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma* 79, 117–161.
- www.irad-cameroon.org. Ministère de la Recherche Scientifique et de l'Innovation (MINRESI). Institut de Recherche Agricole pour le Développement (I.R.A.D), Cameroun.
- www.fao.org/fi/CDrom/FAO_Training/FAO_Training/General/x6706f/x6706f11.htm.

Le chapitre deux a permis d'examiner en détail les caractéristiques physico-chimiques et hydrodynamiques des sols ainsi que les données climatiques des trois sites (Bomono, Njombé et Bansoa). Les forces et faiblesses de chaque localité vis-à-vis de la culture du bananier plantain ont été clairement identifiées. Dans le cadre de l'analyse de notre essai multi-site et pluriannuel, ces informations permettront de mieux interpréter les effets site et saison, voire de remplacer ces effets par des variables environnementales mesurées en continu.

Les trois sites ne sont pas soumis de la même manière à la pression de la maladie des raies noires (MRN) causée par le champignon *Mycosphaerella fijiensis*. Les sites de Bomono et Njombé situés en basse altitudes offrent des conditions climatiques qui favorisent le développement de l'agent pathogène. A contrario, le site de Bansoa localisée en zone d'altitude est caractérisé par des températures plus fraîches et de faibles précipitations qui défavorisent le développement de ce champignon.

Etant donné la présence d'une pression variable de la MRN combinée avec plusieurs scénarii abiotiques, nous avons débuté ce travail par une analyse du potentiel agronomique des nouveaux hybrides de plantains sous la pression de la MRN et en absence de contraintes abiotiques, dans le site de Njombé. Cette analyse fait l'objet du chapitre suivant.

CHAPTER 3

EVALUATION OF THE AGRONOMIC POTENTIAL OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER BLACK SIGATOKA PRESSURE

L. Sadow Mboula ^{1,2}, K. Tomekpe ³, X. Draye ¹

¹ Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud L7.05.11, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

² Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains (CARBAP), PO Box 832, Douala, Cameroon

³ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97 130 Capesterre-Belle-Eau Guadeloupe (French West Indies)

Article project.

ABSTRACT

Plantain production is subject to increasing pressure of diseases and pests. The black leaf streak disease (BLSD) causes serious infections leading to necrotic lesions on functional leaves that are responsible for substantial loss of leaf area and yield. This disease is caused by the fungus *Mycosphaerella fijiensis*. The goal of this experiment was to determine the growth potential under BLSD pressure of novel dwarf plantain genotypes developed by the African Research Centre on Bananas and Plantains (CARBAP, Cameroon) by conventional breeding.

Two new dwarf hybrids of plantains (C292 and F568) and a plantain landrace (Red Yade) were evaluated during a field trial conducted in the humid forest ecological zone (altitude: 80 m; latitude: 4°35' N; longitude: 9°39' N). Indicators of BLSD, plant architecture, growth and phenology were recorded in detail throughout the first crop cycle. Yield components were measured at harvest.

BLSD developed early in the susceptible Red Yade variety. The hybrid C292 appeared to be susceptible to the fungus which developed gradually. Surprisingly, this hybrid was initially scored as resistant during the first evaluations in the period 2004-2008, where plants had on average 14 or more standing leaves in similar conditions. It is thought that this susceptibility could be a consequence of the breakdown of resistance. F568 distinguished itself from the two other genotypes with a higher number of standing leaves on the plant, suggesting probably a greater resistance to BLSD. Symptoms developed only on the old leaves and were characteristic of natural leaf senescence. The three genotypes were significantly different for the following components of yield: hand weight, number of hands, number and grade of fruits, fruit length (cm) and bunch weight (kg). The hybrid F568 was the highest yielding ($P < 0.0001$) probably as a result of its resistance to BLSD.

Key words: Plantain, dwarfism, hybrid, BLSD, *Mycosphaerella fijiensis*, yield.

3.1. INTRODUCTION

In tropical rain forest regions, plantain occupies a prominent place among staple food crops. It occupies an important place in agricultural production and therefore constitutes a source of income and food security for most countries in the developing world. Its uses differ from one country to another, each country having its own traditional dishes and processing methods (Frison *et al.*, 1998).

Plantain (*Musa* spp., AAB group) production is subjected to increasing pressures of diseases (fungal, bacterial and viral) and pests such as insects and nematodes combined with abiotic stresses: lodging, water deficit, low soil fertility (Van den Houwe and Swennen, 1998). The result of such biotic and abiotic constraints is a significant reduction in the growth and development of the plant which leads to poor yield.

Black leaf streak disease (BLSD) is effective in all tropical lowlands and has a wide range of hosts. This disease is particularly damaging to dessert bananas of AAA genome (subgroup Cavendish), cooking bananas subgroup which includes plantains (AAB group) and as well as to cultivars belonging to other genomic groups (AA, ABB) (Fullerton and Olsen, 1995; Ploetz, 2004). The disease is caused by the fungus *Mycosphaerella fijiensis* and is responsible for important reductions of green leaf area resulting from the development of necrotic lesions on standing leaves (Chillet *et al.*, 2009). BLSD remains therefore a major constraint to increasing yields (Mourichon *et al.*, 1997; Jacome *et al.*, 2003). Stover (1983) and Mobambo *et al.* (1993) estimated that yield losses can reach 50% depending on the epidemiological context and crop cycle. Castelan *et al.* (2012) showed that BLSD is also responsible for a premature ripening of fruits leading to a loss of 40% weight of fruits at harvest. Its severity is more pronounced in areas where rainfall is abundant and regular (Jacome *et al.*, 2003).

Several control methods are used to reduce the incidence of the disease in plantain production areas (Etebu and Young-Harry, 2011). The deleaving technique which involves the manual removal of attacked leaves is a very constraining and time consuming technique. Available fungicide control is extremely expensive and unaffordable for small

farmers. Fungicides also cause severe damage to the environment and constitute a threat for ecosystems. The quarantine method is also a means of controlling the spread of the disease. It involves the use of legislative laws governing the import and export of plant material throughout the world. Finally, the development of improved varieties of bananas and plantains resistant to bio-aggressors remains the most sustainable and economically viable control method, especially for small scale farmers (Krishnamoorthy et al., 2004).

The African Research Centre on Bananas and Plantains (CARBAP, Cameroon) maintains the widest collection of *Musa* in the world with more than 700 varieties originating from several geographical regions, including over 150 plantain cultivars (AAB group), all susceptible to BLSD (Mourichon et al., 1997; Tomekpe et al., 2011). Since 1992, CARBAP is committed to developing robust and disease (including BSLD) resistant dwarf plantain hybrids through conventional strategies.

The goal of this experiment was to evaluate the growth potential and the yield performance under BLSD pressure of two novel dwarf plantain genotypes developed by CARBAP. The reference for this evaluation is the susceptible Red Yade variety, which is the plantain parent used in the development of these hybrids.

3.2. MATERIALS AND METHODS

3.2.1. Site description

The study was established in Cameroon on the CARBAP experimental station situated in the Mounjo plain, in the city of Njombé (4°35'N, 9°39'E, 80m above sea level). The climate is humid equatorial with an eight-month long rainy season (mid-March to mid-November) and a four-month long dry season (mid-November to mid-March) (Noupadja et al., 2007). The annual rainfall (42 average years) amounts to 2556 mm and is distributed over 164 days (Noupadja, 2001). The annual average temperature is 26.6°C and the mean relative humidity throughout the year is about 82%. The soils of this area are eutrophic brown soils derived from volcanic activities (Martin and Segalen, 1966). They have good physical and chemical properties and are particularly rich in

minerals with a pH range from 6 to 6.3 at 50 cm depth. The detailed pedo-climatic conditions of the Njombé station have been described in Chapter 2 and summarized in table 2.9. The climatic characteristics of this site (high temperature, relative humidity and precipitations) particularly in the wet season are the main limitations that promote the development of the pathogen (*M. fijiensis*) and accelerate the evolution of the BLSD (Jones, 1995; Kablan, 2012; Stover, 1972).

3.2.2. Plant material

Two new plantain hybrids, C292 and F568 (AAA or AAB), were used in this study (Tomekpe and Sadom, 2011). They are second generation hybrids obtained from the crossing of the tetraploid (AAAB) genotypes CRBP 753 and CRBP 776 with an improved secondary diploid (DS 11). The two tetraploids were obtained formerly by crossing the BLSD sensitive plantain landrace “Red Yade” (AAB) with the BLSD resistant wild diploid *acuminata* “Calcutta 4” (AA). In early evaluation trials, C292 and F568 have been scored as resistant to BLSD, dwarf and robust plantain types.

Vigorous sword suckers (larger suckers with lanceolate leaves and the corm must not be damaged or chipped) of C292, F568 and Red Yade were harvested from the field, washed, cleaned by removing all roots with necrotic parts and used to produce experimental plants using the “Technique of Plants issued from stem bits” (PIF technique) based on the activation of latent buds (Kwa, 2003). This technique relies on the large assimilate storage from the suckers and yields large quantities of clean plantlets within a relatively short time (Mayeki et al., 2010).

3.2.3. Experimental setup and management

The trial took place from November 2009 to September 2010 (first production cycle). Suckers were planted at a density of 1667 plants.ha⁻¹ (2 m within and 3 m between rows) according to a randomized complete blocks design (RCBD) with five replications (blocks) of three elementary plots corresponding to the genotypes (Figure 3.1). At planting, the plants of three genotypes had an average of six standing leaves. Each plot comprised 12 plants surrounded by borders lines of the same

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

genotype. Plants were treated with the nematicide Counter 10 G (terbuphos) at a rate of 30 g.plant⁻¹ (3 treatments.year⁻¹) to reduce nematode numbers (Lassoudière, 2007). During the first four months of the experiment, each plant received four doses of urea (48% N) at a rate of 35 g.plant⁻¹ and 2 doses of potassium chloride (K₂₀, 60% K) and ammonium sulfate (21% N) at a rate of 50 g. plant⁻¹. After this, the fertilization consisted of NPK (20-10-10) at a rate of 50 g plant⁻¹ month⁻¹ following the modified model of Cohan *et al.* (2003) and (Swennen, 1990). This was done during the rainy season until harvest. The trial did not receive any fungicide treatment throughout the experiment. Maintenance activities (removal of necrotic leaf, desuckering) were consistently applied while weed control was done manually and chemically using gramoxone (paraquat: 2-3 liters.ha⁻¹). Other management practices were those recommended by Swennen (1990) except mulching. Plots were drip-irrigated throughout the dry season at a frequency of 3 to 4 hours a day, three times a week (60 mm plant⁻¹month⁻¹).

RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
RY	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
C292	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	RY
F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	F568
F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY

Figure 3.1. Experimental design of plot

Each block is represented by a color: block 1 (yellow); block 2 (light orange), block 3 (light blue), block 4 (brown tanned), block 5 (olive green) and border plants (orange); the blue arrow indicates the direction of blocks (1 to 5); each genotype is represented by a color in each block: C292 (blue), F568 (green) and Red Yade (red) noted (RY).

Experimental design was a randomized complete blocks design (RCBD) with five full replicates (blocks) of the three genotypes (Red Yade, C292 and F568), with a total of 15 elementary plots. Each elementary plot covered an area of 72 m² and comprised 12 plants for observation with a total 5*3*12 = 180 experimental plants. The plants were spaced at 3 m between the rows and 2 m within rows, leading to a planting density of 1667 plant per hectare. Border plots were surrounded by plants of the three genotypes to avoid confounding border effects. Arrow (bottom to top) indicates the direction of blocks (1 to 5).

3.2.4. Selection of follower sucker

The early removal of a quantity of suckers was necessary to improve the performance of growth and development of a unique sucker for the second cycle (Lassoudière, 2007). The choice of the successor was made just before flowering (shooting stage) of first cycle and all competing suckers were removed. The selection favored the sucker emerging at the side opposite to where the planted sucker was previously attached to its mother plant (Swennen, 1990). Desuckering was carried out using a suitable fork.

3.2.5. Measurements

The variables that were measured or monitored during the experiment are reported in table 3.1.

The phases of development were determined according to Lassoudière (2007; 2012) on the variety Grande Naine: early vegetative phase (<f10), autonomous vegetative phase (from f10 to f10+12), floral transition (f10+12), floral differentiation (f10+14), inflorescence growth (f10+24), shooting (f10+28). The stage f10 corresponds to the first leaf whose lamina is more than 10 cm wide.

The corresponding periods for the three genotypes of our study were determined from those of Grande Naine after normalization of the cumulated number of leaves produced after stage f10. For example, the thermal units at floral transition was computed as:

$$TUFT = 12 * [cNNL_{(shooting)} - cNNL_{f10}] / 28$$

where 12 and 28 are the leaf stages at floral transition and shooting appearance of Grande Naine (Lassoudière, 2007; 2012) and $cNNL_t$ is the cumulated leaf production from planting to time t of our experimental plants.

Stage f10 occurred before planting as the first leaf produced after planting was already 17.0, 15.8 and 15.3 cm wide, respectively for C292, F568 and Red Yade. In the absence of information on leaf

emission and size before planting, we assumed that stage f10 occurred at planting (0°.days).

BLSD symptoms (see Figure 3.2) were evaluated from the 4th month after planting. Leaves first showed yellow spots (stage 1), which later turned brown (stages 2 and 3) and black (4), and became necrotic and senescent (stages 5 and 6) (Mourichon et al., 1997). The rank of the youngest leaf spotted (counted from the last emerging leaf), called YLS, is a very important index that provides information on the growth rate of necrotic lesions responsible for the destruction of large portions of leaf tissue. The lower YLS, the faster the development of the disease. The index of non-spotted leaves (INSL) is the proportion of standing leaves without the typical late-stage symptoms of BLSD. This index provides an estimation of available photosynthetic leaf area prior to fruit filling and is a measure of BLSD resistance in *Musa*.

Thermal units were used throughout the study. Several studies have demonstrated that measuring the heat accumulated over time provides a more accurate physiological estimate than counting calendar days (Miller et al., 2001). Works conducted by Ganry (1973), Turner (2003), Turner and Lahav, (1983) in banana plants showed that the threshold temperature below which no development should occur is 14°C. This value of base temperature is used universally in banana research.

3.2.6. Statistical analysis

All data were processed with the statistical software package SAS v.9.2 (SAS Institute Inc., 2010). The data were first checked for normality and a statistical summary was performed. PROC MIXED was used to analyze all data with genotype as fixed effect and block as random effect. The aim of this analysis was to compare the three plantain genotypes under black sigatoka pressure. Genotypic means were estimated by LS-means method. They were compared pairwise using least significant difference (LSD) considering a 5 % significance level. Correlations between variables were computed by the Pearson method. Figures and tables were plotted using EXCEL 2007 and SAS v.9.2.

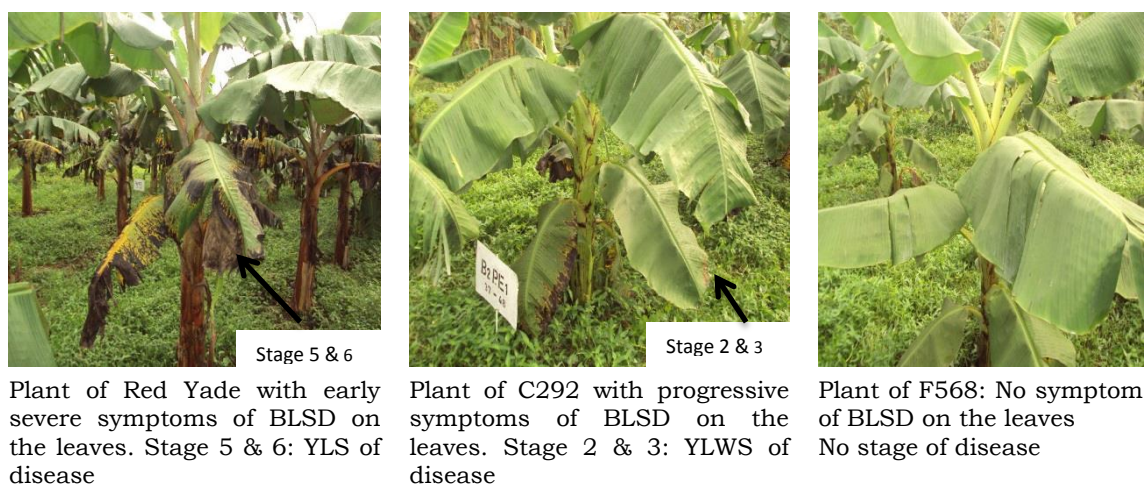


Figure 3.2. Typical symptoms of the BLSD developed during wet season.

Symptoms of the BLSD developed at the end of April 2010 on the leaves of Red Yade at early stages (left), gradually in the hybrid C292 (center) and no symptom in F568 (right). Youngest leaf with symptoms (YLWS), Youngest leaf spotted (YLS).

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

Table 3.1. List of measured variables

		Time reso- lution	Variable		Units	Comment on method
Indicators of BLS	Observed	2 weeks	YLWS	Youngest leaf with symptoms: rank of the leaf showing the first symptoms (all stages)	-	inferred from the scoring of symptoms (stage 1 to 6, see text) on the leaves II, III and IV (leaf rank counted from the youngest leaf)
			YLS	Youngest leaf spotted: rank of the youngest leaf bearing spots (stages 5; 6)	-	
			INSL	Index of non-spotted leaves	%	$\frac{100 * (YLS - 1)}{NSL_t}$ Ortiz et al (1997)
Architecture and growth	com- puted	1 month	PH _t	pseudostem height	cm	graduated wood board
			PG _t	Pseudostem girth	cm	tape measure
			NNL _t	Number of new leaves	month ⁻¹	-
			NSL _t	Number of standing leaves	month ⁻¹	-
			NDL _t	Number of dead leaves	month ⁻¹	leaf is considered dead if more than 3/4 of the leaf area is yellow or necrotic
			cNNL _t	Cumulated number of new leaves		cNNL _t = $\sum_{i=1}^t NNL_i$
	Computed	2 weeks	cNDL _t	Cumulated number of dead leaves		cNDL _t = $\sum_{i=1}^t NDL_i$
			L _l	Leaf length	cm	tape measure
			L _l	Leaf width	cm	tape measure
			NSL ₀	Number of standing leaves at planting	-	-
			NSL _{DTF}	Number of standing leaves at flowering	-	-
			NSL _{DTH}	Number of standing leaves at harvest	-	-
			LA _l	Leaf area	m ²	$LA_l = L_l * l_l * 0.83 * 10^{-4}$ (Obiefuna and Ndubizu, 1979)
			LR _l	Leaf ratio	cm cm ⁻¹	$LR_l = L_l / l_l$
			LD _t	Leaf duration (lifespan)	days	Derived from leaf formation and senescence
			PLA _t	Plant leaf area	m ²	$PLA_t = \sum_{l=cNDL_t+1}^{cNNL_t} LA_l$
			LAI _t	Leaf area index	-	$LAI_t = \frac{PLA_t}{\text{Planting density}}$
			LAD _t	Leaf area duration	m ² .days	$LAD_t = \sum_{i=1}^t PLA_t$
			Bunch components	Observed	At flowering or harvest	HND
NFD	Number of fruits per hand	-				-
FIN	Number of fruits per bunch	-				-
FL	Fruit length	cm				tape measure (measured on 2nd hand)
FC	Fruit circumference	cm				tape measure (measured on 2nd hand)
FHW	Fresh hand weight	kg/hand				scale graduated in kilogram
FBW	Fresh bunch weight	kg/plant				scale graduated in kilogram
Yield	Computed	At planting to harvest	AY	Annual Yield	t ha ⁻¹ yr ⁻¹	$AY = \frac{FBW * 365 * 1667}{DTH * 1000}$ (Ortiz and Cauwer, 1999; Van-Asten et al., 2011)
			YLAD	Yield per unit of leaf area duration	Kg/m ² .day	YLAD= yield / LAD _{DTH}
			TUPF	Thermal Units from planting to flowering	°C.days	TU = $\sum_{i=1}^n \left[\left(\frac{T_{max}+T_{min}}{2} \right) - T_b \right]$ where T _{min} is the minimum daily temperature, T _{max} is maximum daily temperature, T _b (14°C) is base temperature for plant growth of bananas (Ganry, 1973; Turner, 2003; Turner and Lahav, 1983) and n is the number of days from planting until the corresponding phenological stage.
			TUFH	Thermal Units for fruit filling		
			TUPH	Thermal Units from planting to harvest		

DTH is number of days from planting to harvest.

3.3. RESULTS AND DISCUSSION

3.3.1. Time course of Black Leaf Sigatoka Disease

Highly significant differences between genotypes ($P < 0.0001$) were observed for BLSD progression indicators (Table 3.2). Typical BLSD symptoms were observed on almost all plants for the genotypes Red Yade and C292 where the disease progressed at a high rate, as indicated by low YLS and YLWS values. Contrastingly, the hybrid F568 tended to display a better resistance to BLSD, based on the slower or delayed development of symptoms from the first streaks to final necrotic spots that resulted in larger YLS and YLWS values. A large correlation ($r = 0.90$) was found between YLWS and YLS, showing that the resistance in this material affects all stages of the disease progression.

It is noteworthy that F568 had a larger proportion of non-spotted leaves compared to C292 and Red Yade. It is tempting to attribute this effect to the progression of the disease. However, in the absence of non-infected plots, one cannot exclude the possibility that the three genotypes could have genetically different leaf production rates and senescence.

Symptoms developed on the old leaves of F568. They formed diffuse, chlorotic or brown blotches, but arrested at an early stage of development for an extended period. The later stages (necrosis) only occurred as the leaf senesced. In a study of another CARBAP hybrid (CRBP 39, AAAB), YLS was 13.44 on average in fungicide treated conditions (Cohan *et al.* 2003). It is thus likely that the leaves of F568 senesced “naturally” and not as a result of the BLSD disease. On the opposite, the grand-mother landrace Red Yade was consistently susceptible to BLSD from the early stage. Symptoms observed on the first leaves were progressing rapidly through to large necrotic spots which were accentuated in subsequent stages.

The resistance of F568 probably originates from its wild diploid ancestor (Calcutta 4, AA) which is highly resistant to BLSD. Surprisingly, C292 was initially scored as resistant during the first evaluations in the period 2004-2008, where plants had on average 14 or more standing leaves in similar conditions. Since the sensitivity of C292 against BLSD was confirmed in the other trials of this thesis (see Chapter 4), it seems

that the resistance of C292 has broken down. This is not the first time that resistance against BLSD is breaking down. This occurred with genotypes Yangambi Km5 (AAA cultivar) in Cameroon (Mouliom-Pefoura, 1999), T8 (Paka x Highgate, AAAA hybrid) in Cook Island, and Gold Finger named FHIA-01(SH-3142 x Dwarf Prata, AAAB hybrid) in Samoa (Fullerton and Olsen, 1995; Daniells, 2009). Many authors reported that a shift in pathogenicity had occurred in the population of *M. fijiensis* that overcame variety resistance. In our case, however, both genotypes inherited their resistance from the same source (Calcutta 4), so that a change of *M. fijiensis* pathogenicity should affect similarly F568 and C292. We could envision two explanations for the loss of resistance of C292 only. The first would be that Calcutta 4 may carry several traits that confer its strong and lasting resistance and that allelic segregation during the hybrid development would have led to different set of traits in C292 and F568. It would then be possible that a change of *M. fijiensis* pathogenicity would affect C292 only. Prior work, however, indicated that the resistance of Calcutta 4 is monogenic (Foure and Tomekpe, 1995). The second explanation would be that the genome of C292 losted its resistant alleles along its multiplication since the early evaluation trials. To understand this situation would require a careful study of the genetic nature of the resistance, the range of pathogenic diversity in populations of *M. fijiensis*, and its capacity for change (Fullerton and Olsen, 1995).

Table 3.2. Impact of BLSD on the phenotypic traits during the vegetative phase
Larger YLS, YLWS and INSL values indicate a better resistance to BLSD.

Genotype	YLWS	YLS	INSL (%)
C 292	4.85±0.15 ^c	7.06±0.23 ^b	53.52±1.69 ^b
F 568	9.24±0.16 ^a	13.05±0.23 ^a	83.97±1.68 ^a
Red Yade	5.96±0.15 ^b	7.27±0.23 ^b	56.54±1.73 ^b

Genotypic means (± SEM) of youngest leaf with symptoms (YLWS), youngest leaf spotted (YLS), Index of non - spotted leaves (INSL). Values in the same column followed by identical letters are not significantly different at 5%.

3.3.2. Plant stature

The monthly evolution of pseudostem height and girth is shown in figure 3.3. Highly significant differences ($P<0.0001$) developed from the 5th month between the three genotypes for plant growth, well before the

floral transition occurs at approximately 1100 degree-days. Very low variability in height and girth of pseudo-stem were observed during the first month of growth between planting and floral differentiation in dry season. These effects were most pronounced around flowering, where pseudostem height (PH_t , figure 3.2A) varied between 208 and 257 cm and pseudostem girth (PG_t , figure 3.2B) between 68 and 72 cm. A highly significant association ($r=0.99$) was observed between these two parameters (PH_t and PG_t). These values correspond to robust statures. The two new dwarf hybrids were smaller than their grand-mother.

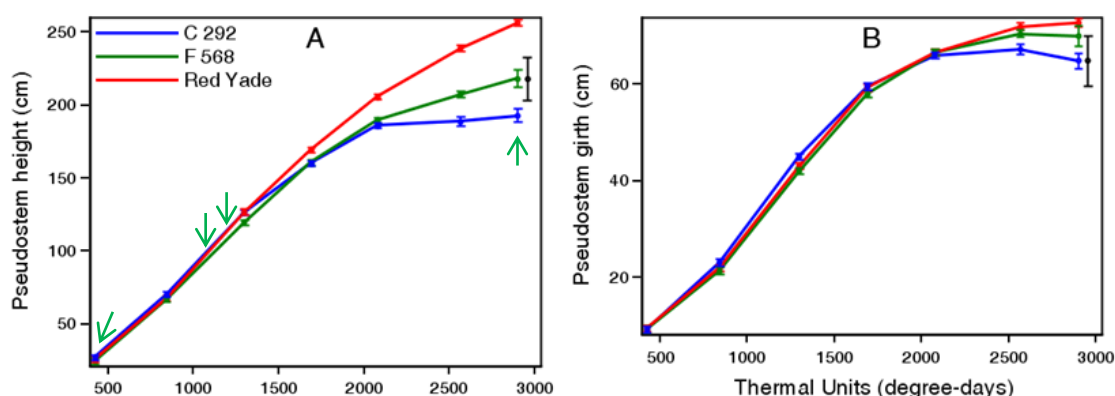


Figure 3.3. Time courses of pseudostem height (A, cm) and girth (B, cm).

The vertical bar at the rightside of the graph area indicates standard deviation (SD) pooled over the three genotypes. blue curve (C292), green (F568) and red (Red Yade). Points ($\pm$ SEM) correspond to monthly measurements. Error bars represent standard errors of means (SEM). Arrows in green (left to right) on the left figure indicate **the date of planting, floral transition, floral differentiation** and **shooting of hybrid C292** (hypothetical stages). These stages of development are roughly similar to those of F568 and Red Yade. Adapted from Lassoudière, (2007; 2012).

3.3.3. Evolution of leaf area and leaf ratio

The time course of individual leaf area and leaf ratio are shown on figure 3.4. The entire process of initiation and construction of leaves in three genotypes occurred during the autonomous vegetative phase in the dry season. Globally, highly significant differences ($P<0.0001$) were registered between the three genotypes for leaf area characteristics, with a classical large correlation ($r=0.98$) between the width and length of leaves. C292 developed long and wide leaves with a maximum leaf area of 1.6 m² (figure 3.4A and B). The area of successive leaves increased up to the last leaves that emerged before flowering and that were smaller than their predecessors. As mentioned before, however, these large leaves were severely attacked by BLSD during the wet season, when

climatic conditions were favourable for the development of the pathogen. Large leaf area in bananas promotes light interception and improves radiation use efficiency (Turner *et al.*, 2007; Turner, 1998), which could contribute to a large production potential of C292 and partly compensate for the detrimental effect of BLSD on photosynthetic leaf area. A strong regression of type polynomial of order 3 ($R^2 \geq 0.8$) was observed between leaf area and leaf rank, as well as between leaf area and time course.

The corresponding points to monthly measurements of leaves of the three genotypes are strongly overlapped. The mean ratio is less than 2.0 regardless of the leaf rank (Figure 3.4C and Annexes 4.1) confirming that they are dwarf type (leaf ratio ≤ 2.5) (IPGRI/INIBAP, 1996). They are smaller than Grande Naine (dessert banana, AA cv) whose the leaf ratio is about 2.3 in optimal conditions (Njombé). The normal type has a leaf ratio superior to 2.5 at flowering recorded on the third leaf counting down from the top of the plant. High R^2 (≥ 0.8) was observed between length and width of leaves of F568 and Red Yade suggesting a synchronization of growth since the initiation of leaves until their deployment. Leaf ratio of C292 was high in the tree genotypes during the experiment but, with an R^2 (≤ 0.4) which is approximately half that of the other two genotypes. These results are due by their large leaves as shown in figures 3.4A and B.

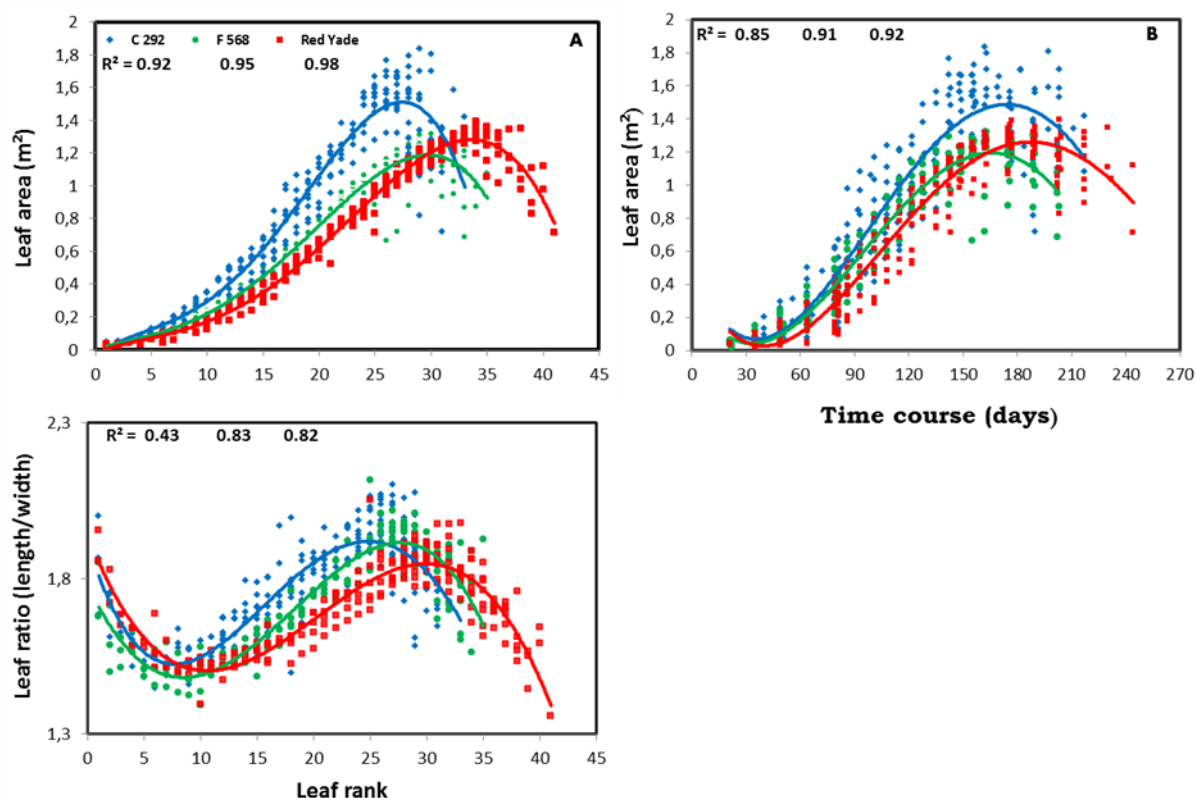


Figure 3.4. Time courses of leaf area and leaf ratio characteristics per genotype.

Individual leaf area over time (A, m²) and as a function of leaf rank (B, m²) and leaf ratio: length/width (D). Points in blue (C292), green (F568) and red (Red Yade). Points correspond to the observed measurements every two weeks per plant as a function of rank of leaf or time course. Polynomial curves of order 3 are plotted on each graph. The coefficient of determination (R^2) of each genotype is shown at left corner in each graph: left (C292), center (F568) and right (Red Yade).

3.3.4. Leaf production and senescence

The number of standing leaves at planting, flowering and harvest are reported on figure 3.5, while the time course of leaf dynamics, leaf area index and leaf area duration are shown on figure 3.6.

Highly significant differences between genotypes were found ($P < 0.0001$) for the number of standing leaves at planting, flowering and harvest (Figure 3.5). The number of leaves at planting was in the same range for all genotypes (though significantly different), but increased twice as fast in F568 compared to the other genotypes from planting to flowering. Between flowering and harvesting, the three genotypes had lost from 8 to 9 leaves, so that C292 and Red Yade had one leaf at harvest, against 7 leaves for F568. These observations confirm the resistance of F568 to the BLSD reported in table 3.2.

The three genotypes showed many differences in their leaf dynamics from the emergence of the first standing leaf and during the vegetative phase (data not shown). The semi-dwarf plantain Red Yade produced 41 leaves during the growth vegetative phase against 31 and 35 for hybrids C292 and F568, respectively ($P < 0.0001$). At the beginning of the rainy season (april 2010), C292, F568 and Red Yade lost on average 5.10, 3.28 and 8.67 dead leaves per month and had respectively 12.23, 16.22 and 10.12 standing leaves. Globally, strong correlations (r) of about 0.80 and 0.63 were found at the end of experiment between the number of standing leaves and the number of dead leaves for genotypes C292 and Red Yade, respectively. However, the correlation between these two parameters was only 0.26 for F568. These observations suggest that leaf longevity was roughly constant and constrained by the disease progression in C292 and Red Yade, unlike in F568 where it was closer to some leaf rank specific longevity potential.

The number of standing leaves of the three genotypes can be better understood by considering leaf production and senescence throughout the crop cycle (Figure 3.6A, B, C and D). C292 and Red Yade had a similar number of standing leaves throughout the cycle, despite their contrasting leaf production. It appeared therefore that the benefit of

higher production of leaves by Red Yade was lost due to higher leaf death (Figure 3.6B and C).

Leaf emission rate was rather stable over time and showed a rather sharp decrease for the last leaves, regardless of the genotype. This decrease of the size of last leaves is a good indicator of the rise of inflorescence in the pseudostem that occurs about three weeks before the observation of the first hand and marks the end of the apparent vegetative phase. The floral transition, inferred from leaf stages, occurred at 1025 (C292), 1050 (F568) and 1100 C.days (Red Yade) (Figure 3.6C).

F568 was intermediate in terms of leaf production throughout the crop cycle and tended to have the lowest leaf death, resulting in an increased number of standing leaves that was built during 1000 and 2000 °C.days and was maintained until harvest. A careful examination of leaf death also indicates that the curve of F568 was shifted towards large thermal times: the peaks of leaf death occurred synchronously for C292 and Red Yade, whereas they appeared 500 °C.days later in F568. The slopes of the cumulated curves were in the same range for all three genotypes, with a phyllochon value of ca. 85 °C.days.

The larger number of leaves of F568 during the whole crop cycle may result directly from its higher BLSD resistance as it cannot be attributed to a high rate of leaf production. BLSD resistant banana hybrids developed at FHIA (FHIA-01, FHIA-17 and FHIA-21) also had superior average number of standing leaves at flowering and harvest compared to their susceptible parental material (Molina Tirado *et al.*, 2003). The lower number of standing leaves of C292 appears to be the consequence of faster senescence (the leaf death curve being shifted to the left) but also to a slightly lower rate of leaf production. The strategy of C292 to produce fewer and larger leaves may therefore be detrimental under BLSD pressure since the disease ultimately affects all leaves irrespective of their size. Increasing leaf production, on the opposite, may help to maintain green leaf area ahead of the BLSD progression.

The effect of BLSD on leaf senescence was most apparent on whole leaf area index after cessation of leaf production that occurred after flowering (Figure 3.6.E). Interestingly, the fast senescence of C292 was partly

compensated by its large leaf size, resulting in a whole leaf area index very similar to that of F568 until flowering. This also suggests that the leaf area index of C292 would have been superior in the absence of BLSD.

The graphs on Figure 3.6F illustrated the consequence of the differences of leaf dynamics and size on the leaf area duration (which is a proxy of cumulated light interception and biomass accumulation). The three genotypes display a similar LAD until 2500°C.days where the two hybrids begin to show LAD values superior to Red Yade. F568 then shows a slight superiority after 3500 °C.days. These observations indicate that the gain in whole leaf area index during the first months resulted in an increase of light interception at the crop cycle scale especially in C292 and F568. The earlier increase of whole leaf area index of C292 resulting in a shift of the LAI curve to the left also led to increased leaf area duration, although to a lesser extend compared to the case of F568.

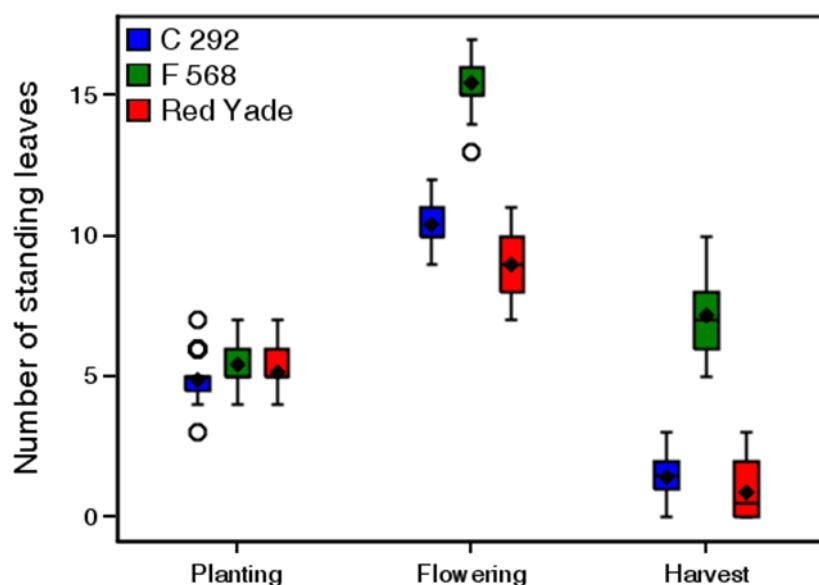


Figure 3.5. Boxplot of evolution of leaf dynamic versus genotypes

Number of standing leaves at: planting (green), flowering (red) and harvest (blue) respectively. Boxplot in blue (C292), green (F568) and red (Red Yade).

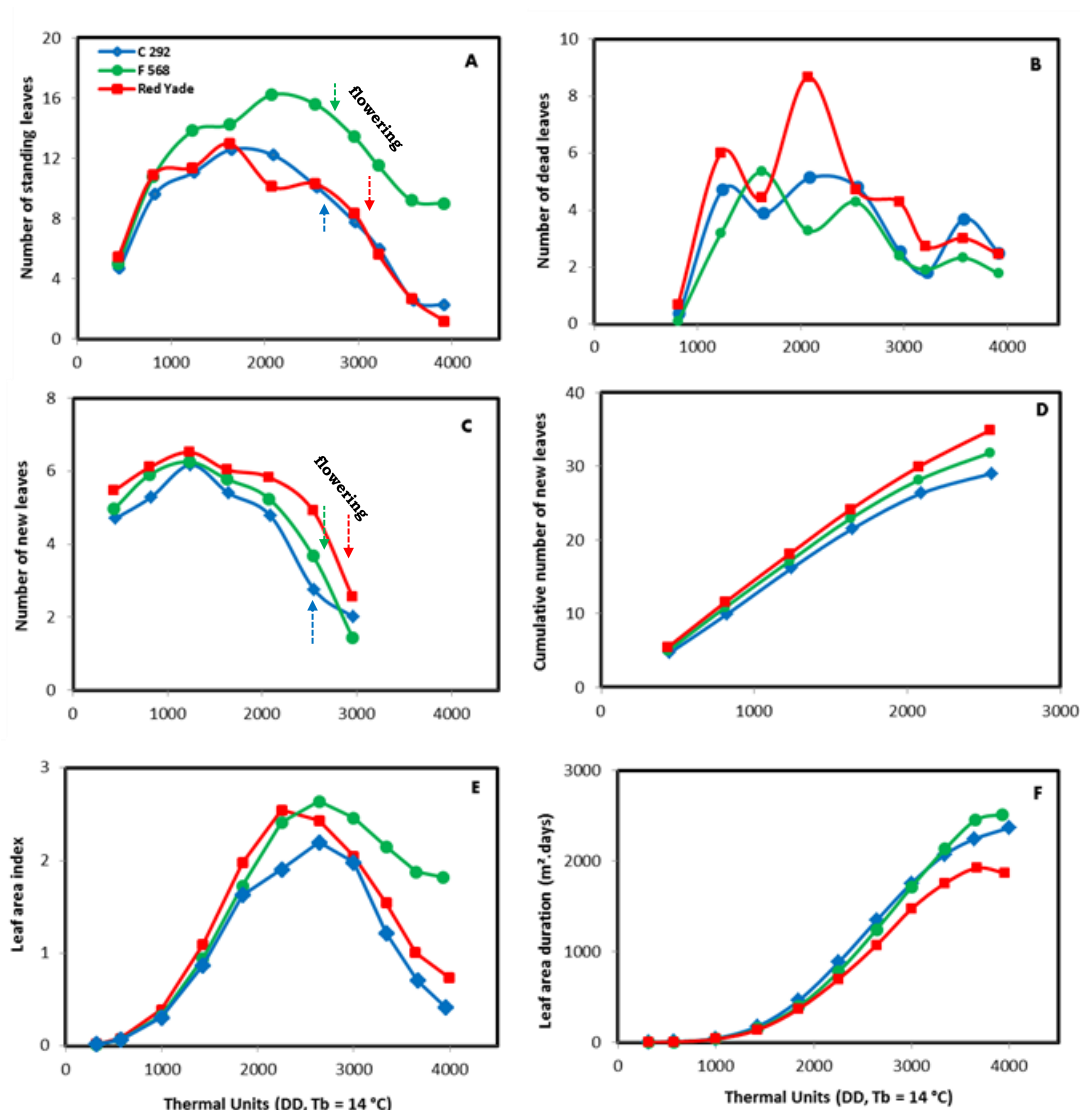


Figure 3.6. Evolution of leaf dynamics during the crop cycle:

(A) Number of standing leaves (month⁻¹), (B) number of dead leaves (month⁻¹), (C) number of new leaves (month⁻¹), (D) cumulative number of new leaves, (E) leaf area index, (F) leaf area duration (LAD, m².days). Blue curve (C292), green (F568) and red (Red Yade). Arrows in A and C indicated the date of flowering (last hand discovery). Points correspond to monthly measurements expressed in degree-days. In D, the dotted bars represent an estimate of the floral transition of each genotype: A projection of each bar on the x-axis gives an estimate floral transition expressed in degree-days.

3.3.5. Phenology and yield components

The main development phases, time of flowering and harvest are shown on figures 3.7; 3.8 and table 3.3. Highly significant differences ($P < 0.0001$) were noted between the three genotypes for phenology traits. Globally, floral transition occurred on average at 1100 degree-days in the three genotypes. C292 was the earliest shooting genotype and Red

Yade was the last shooting, closely followed by F568. Similar results were found by Lassoudière (2007) in the Grande Naine (AAAcv).

Hybrids flowered 20 to 30 days earlier than their grand-mother, and their ranking was consistent with the time course of their leaf area (Figure 3.4) and to the decline of their leaf production (Figure 3.6C and D). Red Yade was the last flowering genotype and C292 was the earliest flowering, closely followed by F568. The earlier flowering of C292 and F568 was not synonymous with an early harvest as the fruit filling phase of both genotypes was close to 20 days longer than that of Red Yade (Figure 3.8, Table 3.3). The short fruit filling of Red Yade supports the accelerator effect of BLSD on the maturation of fruits mentioned in the literature. Surprisingly, however, this effect was not apparent for C292 which was also largely affected by the disease. It may be that the larger leaf area of C292 allowed the accumulation of more biomass before and after flowering compared to Red Yade and that this led to prolonged fruit filling (Figures 3.6D and 3.8, Table 3.3).

The mean number of days to harvest was about 300 days and confirmed prior observations that these genotypes (unpublished data) and their parent tetraploid (Tomekpe *et al.* 1995) are earlier to most edibles plantains, whose production cycle can go up to 500 days in the first cycle (unpublished data).

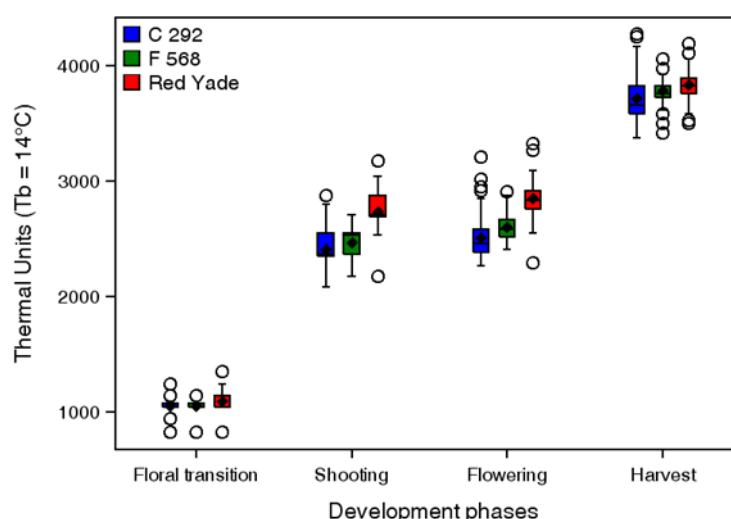


Figure 3.7. Boxplot of development phases versus genotypes.

between floral transition and the phenological stages corresponding to yield components after Lassoudière (2012).

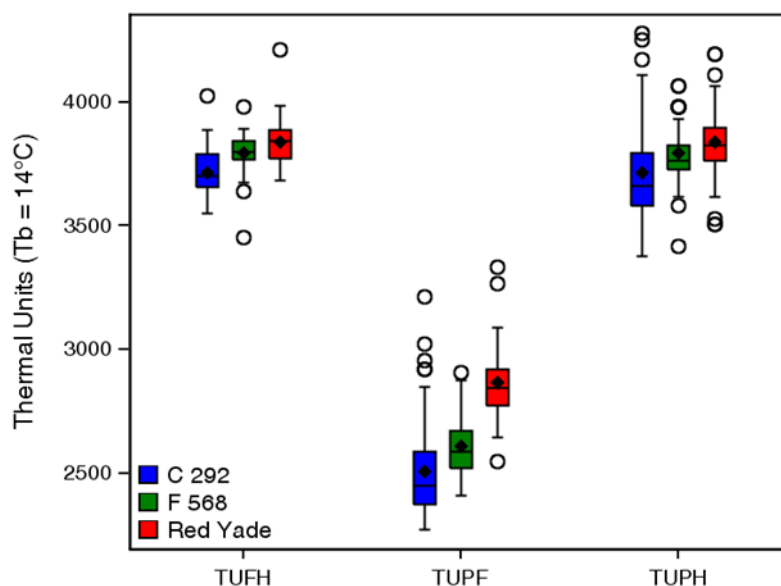


Figure 3.8. Boxplot of phenology versus genotypes.

Red: number of degree days cumulative from planting to flowering (TUPF, °C.days), blue: Number of degree days cumulative from flowering to harvest or “ fruit filling ” (TUFH, °C.days) green: Number of degree days cumulative from planting to harvest (TUPH, °C.days).

Table 3.3. Crop cycle duration in degree-days and in days.

Length of first cycle in number of degree days cumulative from planting to harvest (°C.days) and in cumulative days from planting to harvest for each genotype

Genotype	Length cycle	
	°C days	days
C 292	3715.43±85 ^b	290.58±1.69 ^b
F 568	3793.78±86 ^a	298.38±1.71 ^a
Red Yade	3837.88±86 ^a	302.06±1.72 ^a

Values in the same column followed by identical letters are not significantly different at 5%. Data are shown as mean ± standard errors of mean

Yield components are reported on tables 3.4-3.5 and figure 3.8. A large variability was observed between genotypes for the yield components (Tables 3.4, Figure 3.8). The two hybrids were outyielding Red Yade. Highly significant effects ($P < 0.0001$) were found for fresh hand weight, number of hands per bunch, number of fruits per bunch and grade of fruits, fruit length fresh, fresh bunch weight and annual yield. The hybrid C292 produced a significantly larger number of hands per bunch (9 hands) and fruit per hand (16 fruits) than the other genotypes. The difference with F568 arose from the fact that C292 produced on average one hand every 133 °C.days, against 188 °C.days for F568. Red Yade produced hands at the same rate as C292 (1 hand per 132 °C.days), but

had a shortened fruit-filling phase (see above). The results indicate that C292 initiates a large number of sinks (hands and fruits), as a function of source activity at harvest.

The largest bunch fresh weight and annual yields were observed for F568 which produced larger and longer fruits. As fruit filling is highly dependent on the number of standing leaves and plant green leaf area from flowering to harvest, this observation can be seen as an indirect consequence of F568 resistance to BLSD. However, since both hybrids produced heavier bunches than their grand-mother, it cannot be excluded that part of the advantage of F568 was due to heterosis (Vuylsteke et al. 1993; Noupadja et al. 2007). When treated with fungicide during the rainy season, C292 produces heavy bunch with better fruit filling, many hands and fruits compared to F568 and Red Yade in this same conditions (unpublished data). It is noteworthy that, despite the effects of BLSD on leaf senescence, the yield of C292 was still 11% higher than that of Red Yade. Similar observations concerning the performance of the three genotypes in terms of yield leaf area duration. The results displayed by the three genotypes are consistent with observations in table 3.5. The comparison of the three genotypes indicates that the two hybrids were outyielding Red Yade in term of leaf area unit. The two hybrids produced similarly larger and long fruits per unit of leaf area duration with the average fresh bunch weight is about 1 kg. These results indicate that C292 would be a very high yielding genotype in treated conditions against *M. fijiensis*. Unfortunately, this disease reduced leaf longevity and threatens the plant ability to achieve complete fruit filling.

CHAPTER 3 - EVALUATION OF THE AGRONOMIC POTENTIAL OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER BLACK SIGATOKA PRESSURE

Table 3.4. Yield components at harvest

Genotype	FHW	HND	NFD	FIN	FL	GF	FBW	AY
C 292	1.60±0.02 ^c	9.06±0.07 ^a	15.94±0.11 ^a	146.18±1.38 ^a	26.83±0.22 ^b	29.18±0.31 ^c	19.04±0.37 ^b	40.02±0.80 ^b
F 568	2.89±0.03 ^a	6.30±0.07 ^c	13.24±0.13 ^b	83.03±1.39 ^c	29.01±0.22 ^a	38.49±0.31 ^a	23.86±0.37 ^a	48.75±0.81 ^a
Red Yade	1.71±0.03 ^b	7.37±0.08 ^b	13.35±0.12 ^b	98.48±1.40 ^b	26.00±0.22 ^c	36.56±0.31 ^b	17.01±0.37 ^c	34.29±0.82 ^c

(FHW) Fresh hand weight (kg); (HND) number of hands per bunch, (NFD) number of fruits per hand, (FIN) number of fruit per bunch; (FL) fruit length (cm), (GF) grade of fruit, (FBW) fresh bunch weight (kg) and (AY) annual yield (ton.ha⁻¹yr⁻¹).

Values in the same column followed by identical letters are not exhibiting significantly different at 5%. Data are shown as mean ± standard errors of mean (SEM)

Table 3.5. Yield expressed per unit of leaf area (kg/m².days)

Genotype	LAD _{DTH}	FBW	YLAD (10 ⁻³)
C292	2367	19	8
F568	2518	24	10
Red Yade	1868	17	9

(LAD_{DTH}) leaf area duration at harvest (m².days), (FBW) fresh bunch weight (kg), (YLAD) (fresh bunch weight per leaf area unit (kg/m².days).



Figure 3.9. Illustration of bunch morphology and yield components under BLSD.

Left Hybrid of plantain F568 (CARBAP, AAA or AAB)

Center Hybrid of plantain C292 (CARBAP, AAA or AAB)

Right Red Yade (medium-dwarf plantain landrace, AAB)

3.4. CONCLUSION

This study has demonstrated that the hybrid F568 has a remarkable resistance to BLSD, which is manifested by a longer leaf duration throughout the cycle and by a maintained leaf area index during fruit filling. Not surprisingly, this behavior leads to improved fruit filling, bunch fresh weight and annual yields in presence of BLSD compared to

susceptible genotypes. It cannot be excluded, however, that the superior leaf characteristics of F568 could also be a manifestation of heterosis. Hybrid C292 showed a very different strategy that consists in producing fewer and larger leaves than F568. Contrarily to previous evaluation, the leaves of C292 were severely damaged by BLSD, as much as that of the highly susceptible Red Yade, suggesting a breakdown of resistance. At the whole plant scale, the increased leaf senescence of C292 may have been compensated by its larger leaf area, which allowed the realisation of a large fruit number potential. After flowering, however, senescence was the only factor driving leaf area and C292 could not ensure the appropriate filling of its large number of fruits. This suggests that, in the absence of BLSD or at least with appropriate management of the pathogen, C292 would be a very high yielding genotype.

These hybrids proved valuable in terms of plant stature and phenology. Almost all plants were less than 3 m and can be considered as dwarf. Dwarf hybrids plantain are agronomically interesting for many reasons: lower susceptibility to toppling, easy management of leaf diseases and bunch pests, trimming, covering and easy management of harvesting (including progressive harvest) (Simmonds, 1987; Hemeng *et al.*, 1994; Jones, 1994; Sadom *et al.*, 2010; Tomekpe and Sadom, 2011). The phenology was characterized by a short life cycle which did not exceed 10 months for all genotypes.

This study would deserve to be continued on several crop seasons and under different epidemiological and pedo-climatic conditions in order to confirm or infirm the excellent agronomic performances of F568 and their relations with its resistance to BLSD.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the PIC-Cameroun project (Coopération Universitaire au Développement, Communauté Française de Belgique) and by a PhD fellowship from the Université catholique de Louvain. The authors wish to thank Mr. A. Pieppie, M. Djoubissié, B. Djithe, W. Nguefack and M. Kadouna from CARBAP for their support in managing the trials and for the collection of raw data in Njombé.

REFERENCES

- Castelan, F.P., Saraiva, L.A., Lange, F., de Lapeyre de Bellaire, L., Cordenunsi, B.R., and Chillet, M. (2012). Effects of Black Leaf Streak Disease and Sigatoka Disease on fruit quality and maturation process of bananas produced in the subtropical conditions of southern Brazil. *Crop Prot.* 35, 127–131.
- Chillet, M., Abadie, C., Hubert, O., Chilin-Charles, Y., and de Lapeyre de Bellaire, L. (2009). Sigatoka disease reduces the greenlife of bananas. *Crop Prot.* 28, 41–45.
- Cohan, J. - P., Abadie, C., Tomekpé, K., et Tchango Tchango, J. (2003). Performances agronomiques et résistance à la maladie des raies noires de l'hybride "CRBP-30." *InfoMusa* 12, 29–32.
- Daniells, J. (2009). Workshop for new ACIAR project help. In *The Banana Asia-Pacific Network (BAPNET) Newsletter*, p. 4.
- Etebu, E., and Young-Harry, W. (2011). Control of black Sigatoka disease: Challenges and prospects. *African J. Agric. Res.* 6, 508–514.
- Frison, E., and Sharrock, S.L. (1998). The economic, social and nutritional importance of banana in the world. In *Bananas and Food Security Les Productions Bananières: Un Enjeu Économique Majeur Pour La Sécurité Alimentaire*, C. Picq, E. Fouré, and E.A. Frison, eds. (Douala, Cameroon), pp. 21–35.
- Fullerton, R.A., and Olsen, T.L. (1995). Pathogenic variability in *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, cause of black Sigatoka in banana and plantain. *New Zeal. J. Crop Hortic. Sci.* 23, 39–48.
- Ganry, J. (1973). Etude du developpement du systeme foliaire du bananier en fonction de la temperature. *Fruits* 28, 499–516.
- Hemeng O.B., and Banfu B. (1994). *Plantain Development Project*. (Canada, Canada).
- IPGRI/INIBAP (1996). *Descriptors for banana (Musa spp.)* (Rome, Italie; Montpellier, France) 55 p.
- Jacome L., Lepoivre, P., and Martin, D. (2003). *Mycosphaerella* leaf spot diseases of bananas: present status and outlook. In *Proceedings of the 2nd International Workshop on Mycosphaerella Leaf Spot Diseases Held in San José, Costa Rica, 20-23 May 2002.*, Jacome L., Lepoivre P., Marin D., Ortiz R., Romero R., and (eds) Escalent J.V., eds. (INIBAP, Montpellier, France: Bioversity International), p. 317.
- Jones D. (1994). Première réunion du réseau des sélectionneurs de *Musa*. *InfoMusa* 3, 5–9.
- Jones D. (1995). La Sigatoka Negra en Venezuela. *Infomusa* 4, 13–14.
- Kablan, A.L. (2012). Effet protecteur du silicium sur la tolérance du bananier à deux maladies fongiques. *Université catholique de Louvain* 237 p.

- Krishnamoorthy N., Kumar K., Angappan N, and Sooriyanathasundaram K. (2004). Evaluation de nouveaux hybrides de bananiers résistants à la maladie des raies noires. *InfoMusa* 13, 25–27.
- Kwa, M. (2003). Activation de bourgeons latents et utilisation de fragments de tige du bananier pour la propagation en masse de plants en conditions horticoles in vivo. *Fruits* (Paris) 58, 315–328.
- Lassoudière, A. (2007). *Le bananier et sa culture* (Paris, France) 383 p.
- Lassoudière, A. (2012). *Le bananier, Un siècle d'innovations techniques* 376 p.
- Martin, D., and Segalen, P. (1966). Notice explicative. Carte pédologique du Cameroun oriental au 1/1 000 000, (Yaoundé, Cameroun: ORSTOM) 133 p.
- Mayeki, J.P., Ndong Biyo'o, M., Ngnigone Ella, C., Molouba, F., Demikoyo, D., Mibemu, S., and Effa Effa, B. (2010). Influence de la composition des substrats sur le sevrage des vivopants de plantains (*Musa* sp). *ScienceSud* 1–16.
- Miller, P., Lanier, W., and Brandt, S. (2001). Using Growing Degree Days to Predict Plant Stages (Montana State University Extension Services).
- Mobambo, K.N., Gauhl, F., Vuylsteke, D., Ortiz, R., Pasberg-Gauhl, C., and Swennen, R. (1993). Yield loss in plantain from black sigatoka leaf spot and field performance of resistant hybrids. *F. Crop. Res.* 35, 35–42.
- Molina Tirado O. I., and Castaño Zapata J. (2003). Resistance of FHIA hybrides to *Mycosphaerella* spp. *InfoMusa* 12, 25–27.
- Mouliom-Pefoura, A. (1999). First Observation of the Breakdown of High Resistance in Yangambi km5 (*Musa* sp.) to the Black Leaf Streak Disease in Cameroon. *Plant Dis.* 83, 78–78.
- Mourichon, X., Carlier, J., and Fouré, E. (1997). Les cercosporioses : maladie des raies noires (cercosporiose noire) ; maladie de Sigatoka (cercosporiose jaune) (Montpellier, France) 4 p.
- Noupadja, P. (2001). Bilan de 42 ans de données pluviométriques sur la station météorologique IRAD/CRBP de Njombé (Njombé, Cameroun) 19 p.
- Noupadja, P., Tomekpe, K., and Youmbi, E. (2007). Évaluation d'hybrides tétraploïdes de bananiers plantains (*Musa* spp.) résistants à la maladie des raies noires créés au Cameroun. *Fruits* 62, 77–88.
- Obiefuna, T.O.C. and Ndubizu, J.C. (1979). Estimating leaf area of plantain. *Sci. Hortic.* (Amsterdam). 11, 31–36.
- Ortiz, R., and Cauwer, I. de (1999). Genotype-by-environment interaction and testing environments for plantain and banana (*Musa* spp. L.) breeding in West Africa. *Tropicultura* 16-17, 97–102.
- Ploetz R. (2004). Diseases and pests: A review of their importance and management. *InfoMusa* 13, 11–16.
- Sadom, L., Tomekpe, K., Folliot, M., and Côte, F.-X. (2010). Comparaison de l'efficacité de deux méthodes de multiplication rapide de plants de bananier à partir de l'étude des caractéristiques agronomiques d'un hybride de bananier plantain (*Musa* spp.). *Fruits* 65, 3–9.
- SAS Institute Inc. (2010). SAS OnlineDoc® 9.2 (Cary NC: SAS Institute).

- Simmonds N.W. (1987). Classification and breeding of bananas. In *Banana and Plantain Breeding Strategies*, Persley G.J., and De laughe E.A., eds. (Cairns, Australia: ACIAR Proc.), pp. 69–73.
- Stover, R.H. (1972). *Banana, plantain, and abaca diseases* (Commonwealth Mycol. Inst., Kew, Surrey, England.) 316 p.
- Stover, R.H. (1983). Effet du cercospora noir sur les plantains en Amérique centrale. *Fruits* 38, 326–329.
- Swennen, R. (1990). *Plantain Cultivation Under West Africa Conditions: A Reference Manual* (Ibadan, Nigeria: IITA) 24 p.
- Tomekpe, K., Kwa, M., Dzomeku, B.M., and Ganry, J. (2011). CARBAP and innovation on the plantain banana in Western and Central Africa. *Int. J. Agric. Sustain.* 9, 264–273.
- Tomekpe K., Rowe P., Tezenas du Montcel H., and Vuylsteke D. (1995). Plantain and Popoulou / Maia Maoli breeding: Current approaches and futures opportunities. In *Newfrontiers Resistance Breeding for Nematodes.*, H. J.P., and De Waele D., eds. (INIBAP/IPGRI), pp. 164–172.
- Tomekpe, K., and Sodom, L. (2011). Development of Dwarf Plantain Hybrids with Resistance to Black Leaf Streak and High Yield: Lessons Learnt and outlooks [Abstract]. In *ISHS/ProMusa Symposium Bananas and Plantains: Toward Sustainable Global Production and Improved Uses*: Bahia Othon Palace Hotel, Salvador, Bahia, Brazil, pp. 10–14.
- Turner, D.W. (1998). Ecophysiology of bananas: The generation and functioning of the leaf canopy. *Acta Hort.* 490, 211–222.
- Turner, D.W. (2003). Bananas-response to temperature. *Agric. Aust. Ag Fact.* 1–3.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1983). The Growth of Banana Plants in Relation to Temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 43–53.
- Van-Asten, P.J.A., Fermont, A.M., and Taulya, G. (2011). Drought is a major yield loss factor for rainfed East African highland banana. *Agric. Water Manag.* 98, 541–552.
- Van-den-Houwe, I., and Swennen, R. (1998). La collection mondiale du bananier (*Musa* spp.) au Centre de Transit de l'INIBAP à la K.U.Leuven: stratégies de conservation et mode d'opération. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 2, 36–45.
- Vuylsteke, D., Ortiz, R., and Swennen, R. (1993). Genetic improvement of plantains at the International Institute of Tropical Agriculture (IITA). In *Breeding Banana and Plantain for Resistance to Diseases and Pests*, Proc. Int. Symp. Held at Montpellier, 7-9 September 1992,, D. Vuylsteke, R. Ortiz, and R. Swennen, eds. (CIRAD-FLHOR, Montpellier, France), pp. 267–268.

L'objectif de l'expérimentation 3 était de déterminer le potentiel de croissance des hybrides de plantains sous la pression de la maladie des raies et en absence de contrainte abiotique. Cette évaluation s'est déroulée dans le site de Njombé, marqué par la présence de la MRN, une bonne fertilité de ses sols, des conditions climatiques favorables à la culture du bananier plantain et une alimentation en eau satisfaisante. Partant de ces principales caractéristiques, ce chapitre a mis en évidence plusieurs spécificités écophysiologiques des nouveaux hybrides par rapport à la variété parentale. La résistance de F568 à la MRN a été confirmée, mais celle de C292 a été remise en question.

Dans le chapitre suivant, nous étendons ces résultats de référence à l'étude de la réponse des trois génotypes à scénarii biotiques et pédo-climatiques plus contrastés et représentatifs des zones péri-urbaines. Pour atteindre cet objectif, un large essai a été réalisé sur deux cycles et trois sites, offrant ainsi six scénarii à travers lesquels la réponse écophysiologique des trois génotypes pourra être analysée. En plus de la présence de la MRN en basse altitude, Bomono est caractérisé par des sols faiblement fertiles ainsi qu'une faible réserve en eau du sol. Le principal facteur limitant à Bansoa est le faible potentiel hydrique du sol occasionné par le prolongement de la saison sèche soutenue par des quantités de pluies.

CHAPTER 4

ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAINS UNDER DROUGHT AND LOW SOIL FERTILITY IN PERI-URBAN AREAS IN CAMEROON

L. Sadow Mboula ^{1,2}, K. Tomekpe ³, X. Draye ¹

¹ Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud L7.05.11, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

² Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains (CARBAP), PO Box 832, Douala, Cameroon

³ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97 130 Capesterre-Belle-Eau Guadeloupe (French West Indies)

Article project.

ABSTRACT

Water deficit and low soil fertility are important abiotic constraints restricting the productivity of plantain. The purpose of this study was to evaluate the performance of novel dwarf plantain hybrids developed by CARBAP and to analyse their ecophysiological behavior under these constraints.

Two new dwarf plantain hybrids (C292 and F568) and their grand-mother landrace (Red Yade) were grown for two crop cycles in three locations offering contrasting pedo-climatic scenarii, including soil fertility, available soil water, climate and BLSD pressure. Plant growth, phenology, climate and soil water potential were monitored throughout the study and were used to interpret yield components on the three sites.

Compared to the other genotypes, F568 produced an intermediate number of leaves and had the highest leaf longevity and number of standing leaves during the whole crop cycle, especially during the fruit filling phase. This led to increased fruit girth and bunch weight in the three sites. F568 showed similar behavior in the presence and absence of BLSD, suggesting that its superior leaf longevity is not only a result of disease resistance. C292 ranked second in terms of yield. This hybrid produced leaves of large size that compensated its lower number of leaves. In all three sites, however, the leaf longevity of C292 was low, so that after flowering, the decrease of whole plant leaf area was more pronounced. It also initiated a considerably larger number of hands. Both effects (more hands and a reduced plant leaf area) contributed to decrease the fruit size of C292. Red Yade was the lowest yielding genotype. It was characterized by a short leaf longevity (as C292), a high leaf production and a small leaf area (as F568). The parent landrace also had a later flowering time and a shorter fruit filling phase compared to the two hybrids, suggesting that it invests primarily into the vegetative phase, which appeared to be detrimental to productivity in the considered scenarii.

These observations indicate that important ecophysiological traits segregated during the development of the hybrids and/or that heterosis can be important for those traits in bananas. It also shows that the scope for genetic improvement of bananas production under abiotic and biotic constraints remains important.

Keywords: Plantain, hybrid, BLSD, ecophysiology, water stress, soil water potential, dry season, yield component.

4.1. INTRODUCTION

With an annual production estimated at 8 million tons and a contribution to more than 25% of the carbohydrate diet to about 70 million people in West and Central Africa, plantains (*Musa* spp., AAB group) are one of the most important sources of food energy throughout the African lowland humid forest zone (Akinyemi et al., 2010; Baiyeri, 1996; Swennen, 1990; Tomekpe et al., 2011).

Almost all traditional varieties of plantains and their derivatives are cultivated under many abiotic constraints that cause considerable yield losses. Differences exist in cultivar adaptation to different ecological conditions, particularly to contrasting soil conditions (Plucknett, 1978). Among abiotic stresses, water deficit seems to be one of the most important constraints restricting plantain production worldwide and to be responsible for a lack of response to other inputs such as fertilizer application (Ekanayake et al., 1994; Ismail et al., 2004). Climate change, which is thought to affect rainfall distribution patterns and possibly result in more intense dry season in these areas, may increase the impact of drought stress on plantain production in the future (Hulme et al., 2001). Other abiotic stresses such as low soil fertility, excess or lack of light, heat, cold, air pollution, and salinity also limit plantain production in large parts of the humid forest lowlands of Central and West Africa.

In most regions of Central Africa, the short dry season causes potential water deficit to crop production in the traditional cultivated areas. During this short dry season, drought can delay both vegetative and reproductive stages, affect leaf emergence rate, leaf lifespan, leaf size, increase leaf senescence and ultimately decrease yield and quality (Bananuka et al., 1999; Robinson and Galán Saúco, 2010; Van Asten et al., 2011; Xoconostle-Cazares et al., 2011; Ravi et al., 2013; Soltani et al., 2013). The extent of yield reduction depends on the severity of water deficit, but also on the developmental stage. Indeed, several crops tend to be relatively insensitive to water deficit stress imposed during early vegetative growth stages because water demand is relatively low in these

early steps and plants can adapt to water stress and reduce the impact of subsequent water deficit episodes.

With their permanent green canopy, bananas are thought to require an abundant and constant supply of water for optimal yield components (Robinson, 1996; Turner et al., 2007; Baker et al., 1990; Kallarackal et al., 1990; Milburn et al., 1990; Milburn, 1992). During 10-12 months to harvest, bananas may require 900-1800 mm of water and daily transpiration could amount to 3.0-6.3 mm depending on solar radiation, wind and atmospheric humidity (Van Asten et al., 2011; Ekanayake et al., 1994; Stover and Simmonds, 1987). Sufficient soil moisture is therefore needed to support the crop water demand (Ravi et al., 2013). This heavy water requirement is thought to result from a large leaf area and transpiration. Bananas are sensitive to soil water deficits and respond rapidly to soil water deficits by closing stomata, which saves soil water but reduces future carbon assimilation and productivity (Ravi et al., 2013; Robinson and Bower, 1987; Turner, 1995; Turner, 1994; Turner, 2005; Turner and Thomas, 1998; Turner et al., 2007).

Banana cultivars containing the B genome are more drought tolerant than those solely based on the A genome, ABB (cooking bananas) being the most drought tolerant of all *Musa* spp. (Stover et al., 1987; Ekanayake et al., 1994). Conventional breeding methodologies based on exploitation of this genetic variation to incorporate better characteristics into elite germplasm in bananas (Lorenzen et al., 2010; Xoconostle-Cazares et al., 2011) have largely targeted biotic stresses but have not specifically addressed drought tolerance (Ravi et al., 2013). With the increasing pressure of climate change/drought constraints, the breeding programs of the African Research Centre on Bananas and Plantains (CARBAP, Cameroon) have specialized on the development of robust dwarf plantain hybrids that are resistant against BLSD and more tolerant to the main abiotic constraints.

The objective of the study reported here was to evaluate the effects of typical environmental conditions prevailing in plantain production areas of Cameroon on the performance of new dwarf plantains hybrids that have been previously assessed in the favorable conditions of nurseries.

4.2. MATERIALS AND METHODS

4.2.1. Description of experimental locations

Field trials were installed in Cameroon in three stations during two crop cycles. The stations were chosen on the basis of the diversity of soil and climatic conditions (see Chapter 2). Experiments were conducted from 24 November 2009 to 05 July 2011 in Njombé, 03 March 2010 to 16 January 2012 in Bomono and 11 May 2010 to 30 May 2013 in Bansoa. Plots were completely horizontal in the plains of Bomono and Njombé while a slight slope ($< 5\%$) was noted in Bansoa. The detailed features of these sites have been discussed in Chapter 2 and are summarized in Table 4.1.

The stations contrasted in several ways. Njombé could be considered as a reference scenario regarding pedo-climatic conditions but was severely affected by black leaf streak disease (BLSD). Bomono differed from Njombé by high precipitations and very low soil fertility and available water. Bansoa was close to Njombé in terms of soil material (total organic matter, cation exchange capacity, total of exchangeable bases), but was characterized by low temperatures that nearly doubled the duration of the crop cycle and by low precipitations that led to long episodes of low soil water potential. Bansoa was also characterized by the near absence of the BLSD disease.

With only three stations and at least three contrasting environmental factors, the experiment did not allow a fully factorial analysis of the effects of BLSD, drought and climate individually or in interactions. For this reason, the study focused on understanding the ecophysiological behavior of the three genotypes in relation with the environment. Comparisons between sites were done carefully.

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

Table 4.1. Site characteristics.

Main geographical coordinates, properties of soils and climates of the three environments used for the evaluation of the genotypes

Characteristics	Source	Location		
		Bomono	Njombe	Bansoa
Latitude (N)	(Adapted) ^b	4° 14'	4° 35'	5° 20'
Longitude (E)		9° 58'	9° 39'	10° 03'
Altitude (meters above sea level)		10	80	1400
Agro ecological zone		Humid tropical forest Zone IV	Humid tropical forest Zone IV	Western highlands Zone III
Soil type		Ferralitic very poor yellow soils Nutrients poor	Andosol Volcanic soil High fertile Nutrients rich (basalt)	Ferralitic soil red trend humic Fairly fertile (granite)
Experimental length of seasons (days)	Experimental data of plots	684	588	1115
Soil Water reserve (SWR, %)		9.18 - 11.53	23.61 - 31.44	20.77 - 23.91
Daily soil water potential min-max (SWP, cbar)		-90 to - 1.2 -68.58 to - 5.03	-91 to - 2.6 -71.48 to - 9.29	-76 to - 2 -71.11 to - 8.25
Monthly SWP (cbar)				
Soil texture		Sandy	Clayey-silty	Sandy-clay
Total organic matter (OM, %)		3.25	9.90	8.55
pH _{eau}		5.22	6.52	6.65
Cation exchange capacity (CECpH ₇ , cmolc.kg ⁻¹)		5.26	40	28
Total of exchangeable bases (TEB, cmolc.kg ⁻¹)		1.20	17.04	15.41
Proportion of exchange acidity (TAE, Al ³⁺ , H ⁺) in %		59.26	n.d.	2.34
Total reserve in bases (TRB, cmolc.kg ⁻¹)		5.72	351.65	146.87
Water supply during the dry season		Manual watering	Irrigation	Manual watering
Annual rainfall distribution		Monomodal, March-November	Monomodal, March-November	Monomodal, March-November
Annual rainfall pattern (mm)		3347.37	2590.52	1486.05
Daily temperature min-max of soil (TS, °C)		11.5 - 51 24.18 - 31.45	18.5 - 47.6 26.48 - 33.48	3.8 - 40 21.17 - 24.88
Monthly (TS, °C)				
Daily temperature min-max of air (TA, °C)		11 - 42 24.73 - 27.84	17.65 - 40.80 24.72 - 28.28	5.00 - 19.2 16.07 - 20.71
Monthly TA (°C)				
Daily relative humidity min-max of air (RH, %)		25 - 100 76.95 - 91.29	24.90 - 100 66.19 - 88.05	30 - 99 66.47 - 82.68
Monthly of air RH (%)				
Pressure of Black leaf streak disease (BLSD) caused by <i>Mycosphaerella fijiensis</i>		Present and severe during rainy season	Present and more severe during rainy season	absent
Monthly vapor pressure deficit air (VPD, kPa)	Experiment al data and 20-yr records (1993-2012)	0.27 - 0.80	0.37 - 1.25	0.35 - 0.82
Monthly wind speed (WS, km/day)		69.94 - 109.18	-	105.74 - 138.65
Monthly Insolation (In, h/day)		2.05 - 5.48	2.24 - 5.37	2.93 - 6.26
Monthly global radiation (R _{gl} , MJ/m ² /month)		378.20 - 530.10	387.50 - 523.90	418.50 - 542.50
Monthly reference evapotranspiration (ET ₀ , mm/month)		82.14 - 124.31	113.46 - 184.76	81.53 - 132.06
Monthly theoretical water balance (TWB, mm/month)		-93.46 - 888.54	-103.37 - 431.90	-105.55 - 212.20

(Adapted)^b: Aubert and Segalen, 1966; Delvaux, 1989, 1995; Delvaux et al., 1989b; Dugain, 1960; Elong, 2003; Henriot, 2008; Kengue, 2004; Lembe Leumbe, et al., 2005; Martin and Segalen, 1966; Noupadja et al., 2007; Noupadja, 2001; Opfergelt, 2008; Rharrassi, 2008; Segalen, 1968; Sieffermann, 1969, 1973; Tchatat, 2006; Tematio and Olson, 1997; Tematio et al., 2004; Yerima and Van Ranst, 2005; www.irad-Cameroon.org.

See chapter 2 for more details concerning parameters recorded in table 4.1.

TWB = [(Water supply by irrigation or manual watering + rainfall) - (ET₀)], ET₀ is reference evapotranspiration.

% OM = %C x 1.724 where total organic carbon noted C and OM is organic matter (Van Ranst et al., 1999)

TEB is total of exchangeable bases (Ca⁺⁺ + Mg⁺⁺ + K⁺ + Na⁺) and TRB is sum of total bases (Ca + Mg + K + Na)

4.2.2. Plant material and genotypes

Two new plantain hybrids, C292 and F568 (AAA or AAB), and their grand-mother landrace (Red Yade) were used in this study (Tomekpe and Sadom, 2011) (Table 4.2). C292 and F568 are second generation hybrids obtained from the crossing of tetraploid (AAAB) genotypes (CRBP 753 and CRBP 776) with an improved secondary diploid (DS 11). The two tetraploids were obtained formerly by crossing the BLSD sensitive plantain landrace “Red Yade” (AAB, ITC1140) with the BLSD resistant wild diploid *acuminata* “Calcutta 4” (AA, ITC0249). In early evaluation trials, C292 and F568 were scored as resistant to BLSD, dwarf and robust plantain types.

Vigorous large sword suckers (with lanceolate leaves) of C292, F568 and Red Yade were harvested from the field, washed, cleaned by removing all roots with necrotic parts and used to produce experimental plants using the “Technique of Plants issued from stem bits” (PIF technique) based on the activation of latent buds (Kwa, 2003). The plantlets were then acclimated for 8 weeks in a shaded area at Njombé, prior to transplantation in the field at Njombé in November 2009, Bomono in March 2010 and Bansoa in May 2010.

4.2.3. Selecting of follower sucker

The majority of suckers formed during the first cycle were removed early to ensure the growth of few interesting ones (Lassoudière, 2007) among which a unique successor was selected just before flowering (shooting stage) of the first cycle. All remaining suckers were removed using a suitable fork. The selection criteria favored the sucker emerging at the side opposite to where the planted sucker was previously attached to its mother plant (Swennen, 1990).

The plant stature (PH_0 and PG_0) and number of standing leaves (NSL_0) were noted on all plants at the beginning of the two cycles. Averages are summarized in Table 4.3.

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

Table 4.2. Description and characteristics of the three genotypes evaluated

Name or code	Origin	Stature	Genome	Ploidy level	Reaction to foliar diseases		Pedigree	Type
					BLSD	BSD		
C292	CARBAP plot	Dwarf	AAA or AAB	3x	S	++	CRBP 753/DS 11	plantain hybrid
F568	CARBAP plot	Dwarf	AAA or AAB	3x	R	-	CRBP 776/DS 11	plantain hybrid
Red Yade	CARBAP collection	semi-dwarf	AAB	3x	HS	+++	-	Plantain landrace

Evaluations of the reaction to foliar diseases are based on visual scoring (notations of symptoms) of black leaf streak disease (BLSD) and banana streak disease (BSD) caused by banana streak virus (BSV); S: sensible; HS: high sensible; R: resistant; +/-: presence/absence of dashes and chlorotic indents on laminate leaf.

Table 4.3. Characterization of plant material at the beginning of each cycle.

Site	Genotype	PH ₀		PG ₀		NSL ₀	
		Cycle					
		C1	C2	C1	C2	C1	C2
Bomono	C292	23.24	79.09	8.72	35.25	5.02	4.38
	F568	18.78	63.69	8.43	31.39	4.61	3.57
	Red Yade	24.20	51.91	9.44	25.23	5.59	3.34
Njombé	C292	28.00	141.98	9.50	51.90	5.02	4.38
	F568	25.25	78.83	9.55	34.59	4.61	3.57
	Red Ydae	26.72	112.22	9.68	42.13	5.59	3.34
Bansoa	C292	21.07	85.76	10.67	35.63	5.02	4.38
	F568	15.43	74.58	6.85	33.73	4.61	3.57
	Red Yade	16.14	66.79	6.87	30.69	5.59	3.34

Pseudostem height (PH₀, cm), girth (PG₀, cm) and number of standing leaves (NSL₀)
First cycle (1) and second cycle (2)

4.2.3. Soil and wheather measurements

Soil water potential at three depths (ψ_{ws} , cbar) was recorded daily in one plot of each genotype per site using three ceramic tensiometers (Jet Fill) (Murray and Sivakumar, 2010) placed at 30 cm, 60 cm and 90 cm below the soil surface (27 tensiometers in total). In addition, the water retention curve of the three sites was characterized at UCL following the method of Richards (Klute, 1986).

Daily temperature [air and soil (°C)], relative humidity (%) and rainfall (mm) were recorded throughout the experiment by wheather stations located on or close to the experimental areas. The temperature data were used to express durations in thermal units or degree-days, assuming a common base temperature of 14°C for the three genotypes.

4.2.4. Field trials protocol

In all locations, the experimental design was a randomized complete blocks design (RCBD) with five full replicates (blocks) of the three genotypes, with a total of 15 elementary plots per location. Each elementary plot covered an area of 72 m² and comprised 12 plants for observation, making a total 5*3*12 = 180 experimental plants per site. The plants were spaced at 3 m between the rows and 2 m within rows, resulting in a planting density of 1667 plants per hectare. Border plots were surrounded by plants of the three genotypes to avoid confounding border effects. The experimental design is presented in Figure 4.1. This design was identical in the three sites.

RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY	RY	RY	RY	C292
RY	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
RY	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	C292
C292	RY	RY	RY	RY	C292	C292	C292	C292	F568	F568	F568	F568	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	RY
C292	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	RY
F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	F568
F568	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	RY	RY	RY	RY	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	F568
F568	F568	F568	F568	F568	C292	C292	C292	C292	C292	RY	RY	RY	RY

Figure 4.1. Experimental design of plot

Blocks are represented in rows with different background colors. Border plants are indicated in orange). Elementary plots contain 12 plants of the same genotype and are shown with different font colors: C292 (blue), F568 (green) and Red Yade (red) noted (RY). The position of environmental sensors is indicated as follows: X Surface thermometer; T soil thermometer; T tensiometers; + rain gauge; W air temperature and humidity probes.

All sites were treated with the nematicide Counter 10 G (terbuphos) at a rate of 30 g plant⁻¹ (3 treatments year⁻¹) to reduce nematode numbers (Lassoudière, 2007). During the first four months of the experiment, each plant received four doses of urea (46% N) at a rate of 35 g plant⁻¹ and 2 doses of chloride of potassium (K₂O, 60% K) and ammonium sulfate (21 % N) at a rate of 50 g plant⁻¹. Thereafter, trials were fertilized with NPK (20-10-10) at a rate of 50 g plant⁻¹ month⁻¹ following the modified model of Cohan et al. (2003) and Swennen (1990), during the rainy season and until harvest. The fields did not receive fungicide treatment (for BLSD control). Maintenance activities (removal of necrotic

leaf, sucker selection...) were done consistently and weed control was done manually and/or chemically by using Gramoxone (paraquat: 2-3 liters ha⁻¹). Other management practices at the three sites were those recommended by Swennen (1990) but without mulching.

In Bomono and Bansoa trials, the plants were maintained without irrigation except during the dry season where manual watering was done at a rate of 120 L.plant⁻¹.month⁻¹ (20 mm.month⁻¹). This amount was lower than the theoretical water balances of these sites (see Chapter 2) and allowed maintaining water deficit while avoiding dramatic yield losses. The trial in Njombé was watered using a system of drip irrigation throughout the dry season two times a week for 3 to 4 hours per day (estimated at ca. 60 mm.month⁻¹) corresponding to the higher reference evapotranspiration of the site.

Strong winds caused toppling of plants in the three sites, when many of these plants had not yet completed cycle 1 and 2. To reduce toppling, plants were staked using bamboos prior to flowering. Complete data records were unavailable for 6.11 and 17.77% in Bomono (cycle 1 and 2 respectively), 1.66 and 0.55% to Njombé, 15 and 17% plants in Bansoa (Table 4.4).

Table 4.4. Number of plants for which data are unavailable

Site	Genotype	Balance of unobserved plants	
		Cycle1	Cycle 2
Bomono	C292	11	15
	F568	01	04
	Red Yade	01	13
Njombé	C292	00	00
	F568	01	00
	Red Yade	02	01
Bansoa	C292	11	15
	F568	03	00
	Red Yade	13	13

4.2.5. Plant measurements

The phases of development were determined relative to data of Lassoudière (2007; 2012) on the variety Grande Naine. For this variety, the vegetative phase lasts until leaf stage f10+12 (floral transition) and shooting occurs at f10+28. The notation f10 corresponds to the deployment of the first leaf that is at least 10-cm wide (table 4.5).

The corresponding periods for the three genotypes of our study were inferred from those of Grande Naine after normalization of the cumulated number of leaves produced after stage f10. For example, the thermal units at floral transition was computed as:

$$TUFT = 12 * [{}_cNNL_{(shooting)} - {}_cNNL_{f10}] / 28$$

where 12 and 28 are the leaf stages at floral transition and shooting appearance of Grande Naine (Lassoudière, 2007; 2012) and ${}_cNNL_t$ is the cumulated leaf production from planting to time t of our experimental plants.

Stage f10 occurred before planting as the first leaf produced after planting was already higher at 10cm wide in first and second cycles (for some plants). In the absence of information on leaf emission and size before planting, we assumed that stage f10 occurred at planting (0°.days).

Table 4.5. Determination of stage f10 of genotypes per site and cycle

Site	Genotype	Stage f10 (first leaf wide ≥10 cm)	
		Cycle 1	Cycle 2
Bomono	C292	13.53	13.26
	F568	12.50	10.11
	Red Yade	13.09	15.36
Njombe	C292	17.01	14.41
	F568	15.80	12.16
	Red Yade	15.29	10.50
Bansoa	C292	12.89	11.08
	F568	13.44	11.18
	Red Yade	13.44	12.06

Plant measurements were carried out on each the 12 plants of elementary plots. The size of the pseudostem, the number of new and dead leaves and the size of individual leaves were recorded monthly during the two consecutive crop cycles. Flowering and harvest time were noted based on weekly observations and bunch components and yield were measured at harvest. Several variables were computed from these raw data: annual yield, the number of leaves at critical phenological stages and the time course of leaf emergence, senescence and longevity, plant leaf area and cumulated plant leaf area (computed as the sum of

daily plant leaf area and expressed in $\text{m}^2\cdot\text{days}$). The whole set of variables is listed in Table 4.6.

The pseudostem height was measured from soil level to the intersecting point of the two last petioles. Pseudostem girth was measured at 10 cm from the ground. Leaves without lamina (produced on the planting suckers) were not considered during this study. The first true leaf was the first leaf wider than 10 cm (Lassoudière, 2007) and bract leaves were excluded upon appearance of inflorescence.

Thermal units were used throughout the study. Several studies have demonstrated that measuring the heat accumulated over time provides a more accurate physiological estimate than the number of calendar days (Miller et al., 2001). Works conducted by Ganry (1973), Turner (2003), Turner and Lahav, (1983) have shown that the development of banana is arrested below 14°C . This value was therefore used as the base temperature for the computation of thermal units.

4.2.6. Statistical analysis

The statistical analysis was performed using the SAS software version 9.2 (SAS Institute Inc., 2010). The normality of variables measured was assessed visually by observing the QQ-plots. Plant data were subjected to analysis of variance (ANOVA) comprising combinations of the following factors: site (Bomono, Njombé and Bansoa), block (1 to 5), cycle (1-2), sample date (month or thermal units) and genotypes (C292, F568 and Red Yade). The site, cycle, date and genotype factors were crossed and fixed while the block factor was nested within site and random. These analyses were performed using the PROC GLM (fixed models) and PROC MIXED (mixed models) procedures. Principal components analysis was used to explore the correlation structure between yield components and environmental variables.

CHAPTER 4 - ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS UNDER DROUGHT AND LOW SOIL FERTILITY IN PERI-URBAN AREAS IN CAMEROON

Table 4.6. Ecophysiological shoot traits.

Parameters observed and evaluated during two consecutive cycles in each experimental plot

Traits	Time	Name of parameter measured	Symbol used	Unit	Instrument, methods and formula
Architecture and growth	Recorded monthly Recorded on all	pseudostem height	PH _t	cm	graduated wood board
		Pseudostem girth	PG _t	cm	tape measure
		Number of new leaves	NNL _t	-	-
		Number of standing leaves	NSL _t	-	Lassoudière (2007)
		Number of dead leaves	NDL _t	-	more than 3/4 of the leaf area turned yellow or necrotic
		Leaf length	L _t	cm	tape measure
		Leaf width	l _t	cm	tape measure
	Computed	Leaf area	LA _t	m ²	$LA_t = L_t * l_t * 0.83 * 10^{-4}$ Obiefuna et Ndubizu (1979)
		Leaf ratio	LR _t	cm cm ⁻¹	$LR_t = L_t / l_t$
		Cumulated number of new leaves	cNNL _t		$cNNL_t = \sum_{i=1}^t NNL_i$
		Cumulated number of dead leaves	cNDL _t		$cNDL_t = \sum_{i=1}^t NDL_i$
		Leaf duration (lifespan)	LD _t	days	Derived from leaf formation and senescence
		Plant leaf area	PLA _t	m ²	$PLA_t = \sum_{i=cNDL_t+1}^{cNNL_t} LA_i$
		Leaf area index	LAI _t		$LAI_t = \frac{PLA_t}{Planting\ density}$
		Leaf area duration	LAD _t	m ² .days	$LAD_t = \sum_{i=1}^t PLA_t$
		Number of standing leaves at planting	NSL ₀	-	-
		Number of standing leaves at flowering	NSL _{DTH}	-	-
		Number of standing leaves at harvest	NSL _{DTH}	-	-
bunch components	Recorded at flowering or harvesting	Index of resistance to leaf spot diseases	IRLD	-	$IRLD = \frac{NSL_{DTH}}{NSL_{DTH}}$
		Number of hands per bunch	HND	-	-
		Number of fruits per hand	NFD	-	-
		Number of fruits per bunch	FIN	-	-
		Fruit length	FL	cm	tape measure (situated on 2nd hand)
		Fruit circumference	FC	cm	tape measure (situated on 2nd hand)
		Fresh hand weight	FHW	kg/hand	scale graduated in kilogram
		Fresh bunch weight	FBW	kg/plant	scale graduated in kilogram
Yield	Computed	Annual Yield	AY	t ha ⁻¹ yr ⁻¹	$AY = \frac{FBW * 365 * 1667}{DTH * 1000}$ Ortiz and Cauwer (1999); Van Asten et al. (2011)
		Yield per unit of leaf area duration	YLAD	Kg/m ² .day	YLAD= yield / LAD _{DTH}
		Precipitation use efficiency	PUE	kg ha ⁻¹ mm ⁻¹	$PUE = \frac{AY}{CRF_{12}}$ Van Asten et al.(2011)
Phenology	computed	Thermal Units from planting to flowering	TUPF	°C days	$TU = \sum_{i=1}^n \left[\left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} \right) - T_b \right]$ T _b (14°C) is base temperature for plant growth of bananas (Ganry, 1973; Turner, 2003; Turner and Lahav, 1983)
		Thermal Units from bunch emergence to harvest	TUFH		
		Thermal Units from planting to harvest	TUPH		

CRF₁₂ is the cumulative rainfall in the 12 months prior to date of harvest. At the crop level, the economic yield is important and the PUE may be expressed as kilogram of fresh bunch per unit of water used and per ha. DTH is number of days from planting to harvest

4.3. RESULTS AND DISCUSSION

4.3.1. Variance analysis

Given the large number of variables, we report here the results of all ANOVAs to lighten the presentation of the results.

Tables 4.7 and 4.8 report the P-values (F-tests) of the variance analyses performed on the whole dataset and including a site effect. Highly significant main effects of site, cycle and genotype were found for most traits (architecture, growth, phenology and yield components), and in the few exceptions where a main effect was not significant, all interactions involving this effect were significant. Most interaction terms were also significant. It can therefore be concluded that all factors affected all variables, either alone or in interactions.

Table 4.7. ANOVA for architecture and growth-related traits.

Factors		Architecture and growth							
		NSL ₀	NSL _{DTF}	NSL _{DTH}	cNNL _{DTF}	cNDL _{DTH}	CLAD _{DTH}	PH _{DTF}	PG _{DTF}
Main	S	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	C	.	0.1637	0.1293	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	G	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Inter- actions	S*C	.	<.0001	<.0001	0.0415	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	S*G	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	G*C	.	<.0001	0.0002	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	S*G*C	.	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0008
CV (%)		26.96	14.55	55.47	13.20	15.86	24.58	12.45	11.17

Factors: site (S), cycle (C) and genotype (G). Variables: number of standing leaves at planting (NSL₀), number of standing leaves at flowering (NSL_{DTF}), number of standing leaves at harvest (NSL_{DTH}), cumulated number of new leaves at flowering (cNNL_{DTF}), cumulated number of dead leaves at harvest (cNDL_{DTH}), leaf area duration at harvest (LAD_{DTH}, m².days), pseudostem height at flowering (PH_{DTF}, cm), pseudostem girth at flowering (PG_{DTF}, cm), Coefficient of Variation (CV, %)

Table 4.8. ANOVA for bunch components, yield and phenology.

Factors		Yield components						Yield		Phenology	
		IRLD	HND	FIN	FL	FC	FBW	PUE	AY	TUPF	TUFH
Main	S	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	C	0.5427	<.0001	<.0001	0.0318	0.002	<.0001	0.0174	0.0001	<.0001	<.0001
	G	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Inter- actions	S*C	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0181	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
	S*G	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0116	0.0003
	G*C	0.0001	<.0001	<.0001	0.6355	0.6176	<.0001	<.0001	<.0001	0.0009	<.0001
	S*G*C	0.0356	<.0001	<.0001	<.0001	0.0010	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
CV (%)		69.18	13.07	19.39	11.71	9.88	24.53	28.11	27.80	11.63	8.67

Factors: site (S), cycle (C) and genotype (G). Variables: index of resistance to leaf spot diseases (IRLD), number of hands per bunch (HND), number of fruits per bunch (FIN), fruit length (FL, cm), fruit circumference (FC, cm), fresh bunch weight per plant (FBW, kg/plant), precipitation use efficiency (PUE, kg ha⁻¹ mm⁻¹), annual yield (AY, t ha⁻¹ yr⁻¹), thermal units from planting to flowering (TUPF, °C.days), thermal units from bunch emergence to harvest (TUFH, °C.days). Coefficient of Variation (CV, %).

The inclusion of the site effect in the variance analysis increased the number of interaction terms in the model. Since most of these terms were significant, and because the main objective of the trial was not a comparative analysis of the three sites, the analyses of the same variables were also performed separately for each site (data not shown).

A similar situation was observed in each site. The main cycle effect was highly significant (in 46 out of the 54 analyses) and, when it was not significant as a main effect, the cycle x genotype interaction was significant. The only exception was the fruit circumference in Bansoa and the cumulative leaf area in Bomono for which the cycle factor was not significant. The genotype effect was only significant for the leaf spot disease index in Bansoa, which follows the absence of the diseases in that location.

The cycle x genotype interaction was also significant in most cases (44 out of 54). The importance of the cycle x genotype effect is probably a direct consequence of the very different crop conditions during a first cycle, established from planted suckers, and in subsequent cycles, where plants are already well established at the beginning of the cycle and benefit largely from the former cycle. This interaction may indeed reveal that the transition from the planted crop to the perennial crop was different for each genotype. By design of the experiment, however, this crop condition effect was also confounded with a season effect. Therefore, the cycle x genotype effect should not necessarily be interpreted as a genotype x environment interaction.

The coefficients of variation for the different variables and analyses were globally below 15%. For the whole dataset analyses, the exceptions were the number of standing leaves at harvest (55%), the disease resistance index (69%) and, to a lower extent, the annual yield and precipitation use efficiency (both 28%). The first two exceptions suggest that the impact of the disease was heterogeneous between plants of the same elementary plots. The same variables showed large CV in the site-specific analyses, but it also appeared that the datasets of Bansoa and Bomono tended to have larger CV than those of Njombé, suggesting that the additional constraints in Bansoa and Bomono increased the

variability between plants. It is a common observation in genetics that stressful environments increase the residual variance.

We can therefore conclude that the three genotypes were different for most traits investigated and that each cycle and site provided different scenarios that should be helpful for the ecophysiological interpretation of the results. In such conditions, main effects were of little interest and we decided to perform a graphical analysis of the results.

4.3.2. Phenology

The timing of phenology for the two cycles is reported on figure 4.2. In the three sites, Red Yade was systematically the latest flowering genotype and C292 was the earliest flowering, closely followed by F568. The duration of fruit filling, however, was longer for the two hybrids (slightly more for F568), so that the three genotypes had rather similar whole cycle durations in each site.

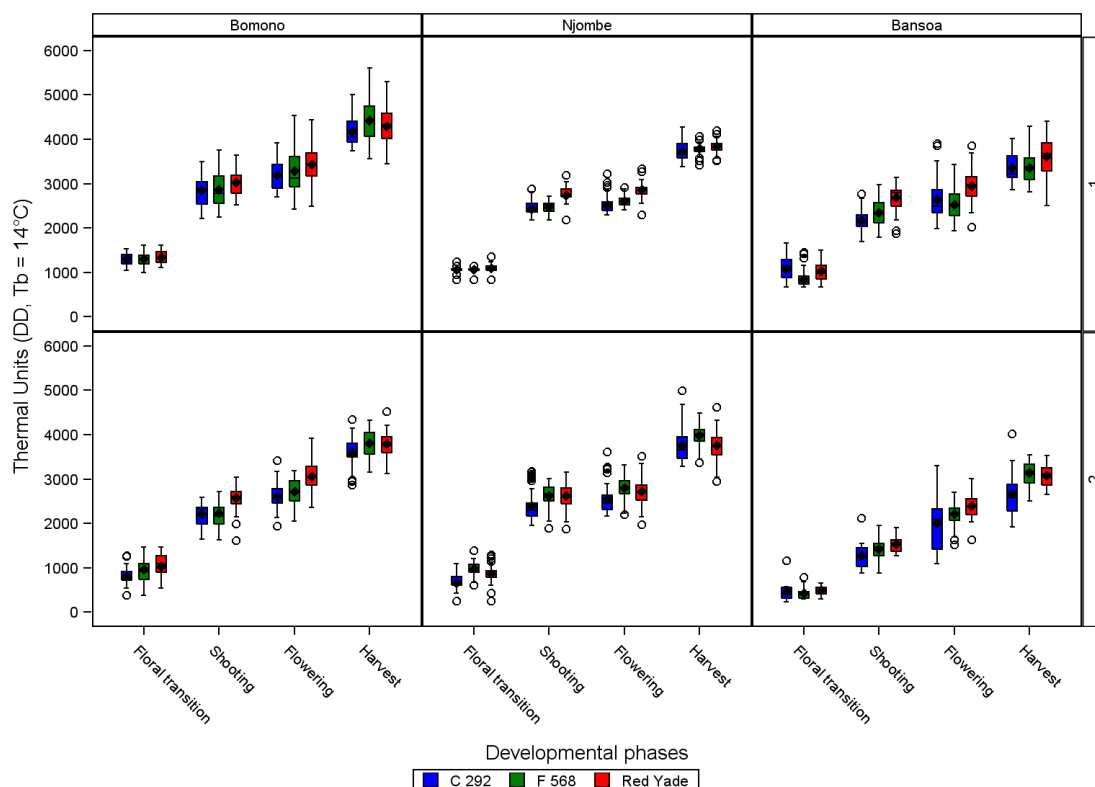


Figure 4.2. Boxplot of important phenological events in the three sites, two cycles and three genotypes.

Figure 4.3. represents the phenology of the three genotypes in all sites and cycles in relationship with the climatic seasons. Planting was carried out at the end of the dry season – beginning of rainy season. In Bomono, the dry season occurred from the end of the vegetative phase until harvest in the first cycle and at the beginning of the second cycle. In Njombé, the dry season occurred only at the end of the vegetative phase of the second cycle. In Bansoa, where the cycle duration was increased by the low temperature, the dry seasons occurred in the vegetative phase of both cycles and spanned the early flowering phase of the first season and the whole flowering phase of the second cycle. Except for the length of the cycle in Bansoa, there were therefore no systematic differences between sites or cycles. This lack of systematic association between cycle and climatic conditions probably explains the numerous site x cycle interactions observed for the variance analyses and implies careful examination of the results.

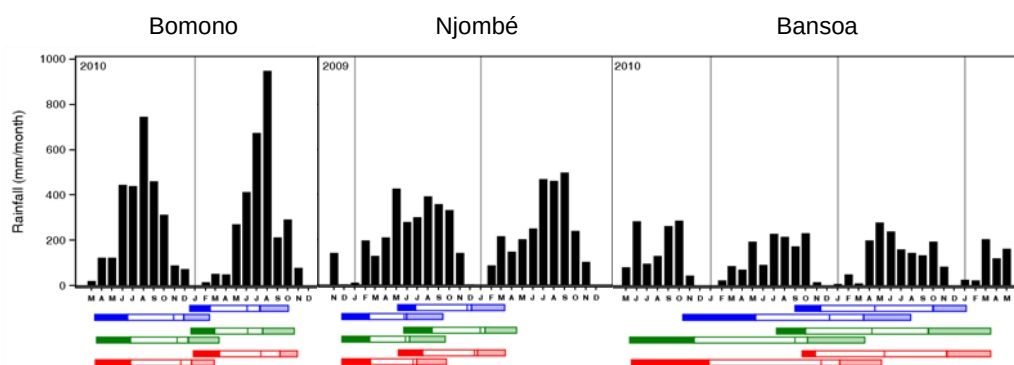


Figure 4.3. Correspondence between rainfall patterns and phenology in the three sites.

Phenology is indicated below the graphs. Plain bars correspond to vegetative phases, the line in the open bar to the shooting time, and the shaded bar to the fruit filling period. The two crop cycles are indicated. Blue: C292; green: F568; red: Red Yade.

A shorter cycle duration was reported for Bansoa compared to the two other sites and seems to result from both earlier flowering and accelerated fruit filling. Such differences might result from a slight overestimation of the base temperature, as this would reduce the thermal times of Bansoa relatively more than those of Bomono and Njombé. However, consistent with the objective of the thesis, we decided not to question the value of the base temperature which is almost universally assumed to be 14°C in banana (*Musa* spp.) regardless the study area.

The floral transition in Bomono occurred during the beginning of rainy season in the first cycle and at the end of wet season in the second cycle. In Njombé during the two cycles, the floral transition occurred at the rainy season. In Bansoa, where the cycle duration was increased by the low temperature, floral transition occurred at the end of rainy season during the two cycles. It follows that the phase of floral differentiation (initiation of flower primordia: formation of hands and female flowers) occurred during the rainy season in Bomono and Njombé compared to Bansoa. Water availability may therefore have influenced the formation of hands and flowers in Bansoa.

Overall, the floral transition occurred earlier in the second cycle compared to the first cycle in Bomono and Bansoa regardless of the genotype. It occurred at 1050 (Bansoa, F568) and 1300 °C.d (Bomono, Red Yade) in cycle 1, against 500 (Bansoa, C292) and 1000 °C.d (Bomono, Red Yade) in cycle 2. In general, Bansoa was the earliest site. Figure 4.3 indicates that, for these two sites, the second cycle experienced the dry season during the vegetative phase (from planting to floral differentiation), suggesting that such conditions might induce earlier flowering. There were no obvious relationships between the variations of flowering time and those of yield among sites and cycles, which seems consistent with the small differences in the number of leaves at flowering (see below).

4.3.3. Plant stature

The monthly evolution of pseudostem height and girth is shown in Figures 4.4A and B. All three genotypes produced very short plants that did not exceed 250 cm and 90 cm in term of height and girth respectively.

During the first cycle, pseudostem growth in height and girth was smaller in Bansoa and Bomono compared to Njombé. At the beginning of the second cycle, the follower pseudostem was taller and larger than the planting material and showed the same inter-site differences. These differences can be attributed to the additional constraints in the two former sites.

At the end of the second cycle, however, the situation had become less clear: only the two hybrids produced taller and larger plants (compared to the first cycle) in Njombé and Bansoa. In Bomono, the three genotypes seemed unable to exceed the size they reached in the first cycle, despite their larger initial size. It also appears that the final size was reached earlier in the second cycle in Bomono (about 2800 °C.days), but not in Njombé (3700 °C.days) and Bansoa (3000 °C.days). It seems therefore that plants were in more adverse conditions in Bomono compared to Bansoa.

The two hybrids differed mainly from Red Yade by their superior ability to produce tall and large pseudostems in the second cycle or, to express it differently, by their inability to reach their potential size at the first cycle. F568 had the smallest follower pseudostem at the beginning of the second cycle, indicating a pronounced dominance of the main pseudostem on the follower. Once the dominance was released, however, F568 had the stronger increase in height and girth and outreached the other genotypes in terms of final height and girth, which implied a strong assimilate allocation to the pseudostem. Visually, F568 presented very vigorous plants with stronger and more erect pseudostems which allowed it to support heavier bunches and to withstand the effects of the wind (data not shown).

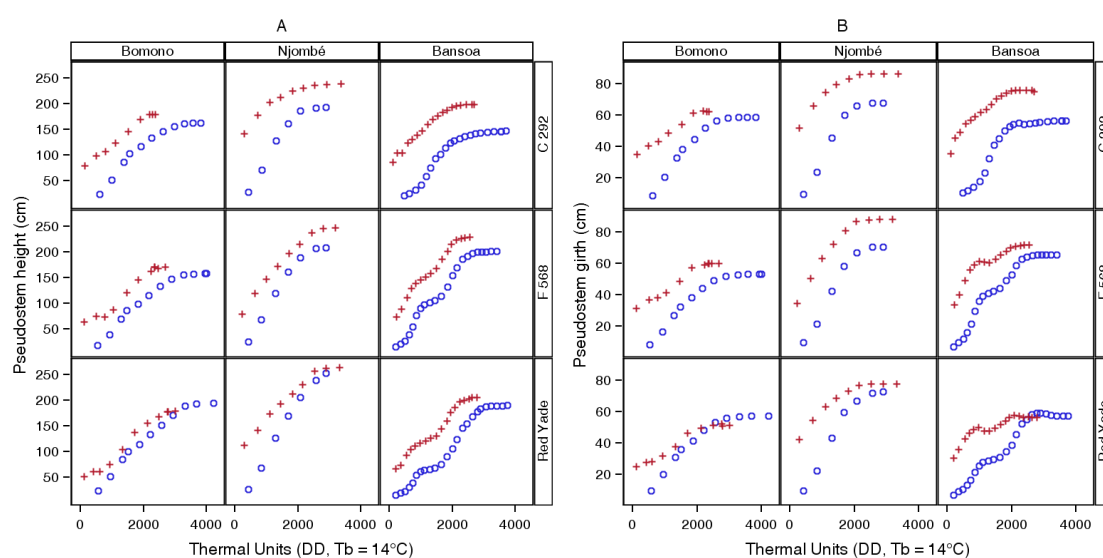


Figure 4.4. Monthly average evolution of pseudostem height (A) and girth (B).

Blue: cycle 1; red: cycle 2. Points correspond to monthly measurements. The larger number of points in Bansoa is a consequence of the longer cycle duration (due to the low temperatures).

4.3.4. Leaf dynamics

The time course of leaf emission, senescence, and standing leaves and the individual leaf longevity are shown on Figures 4.5 and 4.6.

Leaf emission rate (Figure 4.5A) tended to be rather stable (or only slightly decreasing) over time for any combination of genotype, site and cycle, with a rather sharp decrease for the last two leaves. Turner *et al.* (2007) reported that the rate of emergence of the new leaves is a sensitive indicator of drying soil. The stability of leaf emission rate in our experiments would therefore suggest that the soil moisture had not dropped below the point where it would affect leaf emission. The phyllochron value were estimated at ca. 85 °C.days in Bomono and Njombé and ca. 77 °C.days in Bansoa. This led to a fairly linear increase of the cumulated number of leaves until shooting (see Annexes 4.1). The whole-cycle leaf emission was therefore lower in Njombé compared to Bomono (late shooting) and to Bansoa (smaller phyllochron). It was highest in Red Yade (late shooting) and lowest in C292 (early flowering).

The time course of leaf death tended to follow a season dependent pattern (Figure 4.5B). It showed a peak during the dry season, in the first 2-3 months after planting and, in Bomono and Njombé, in the first 2-3 months of the second cycle. In Bansoa, where the cycle duration was extended, the second dry season occurred at the end of the first cycle and revealed the same peak of leaf senescence. Due to these variations, the progression of leaf death showed a sigmoid trend (Annexes 4.1) in Bomono and Njombé and a more complex curve with two inflexion points in Bansoa (most likely due to the occurrence of several dry seasons in one cycle). The progression of leaf death in Njombé was not affected by the cycle, which was a priori surprising given the differences in leaf emission.

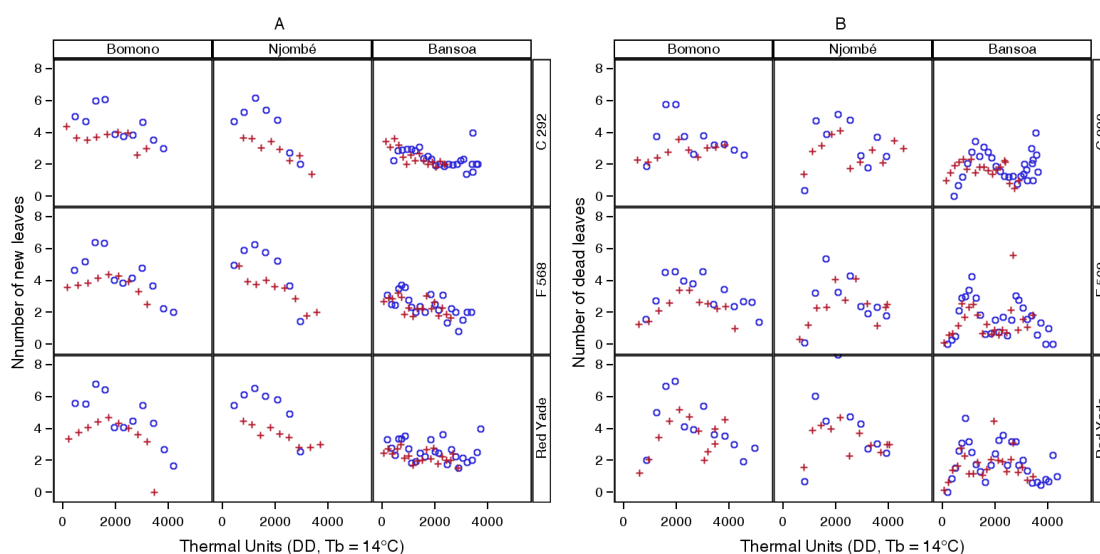


Figure 4.5. Time course of leaf emission (A) and senescence (B) (number of new or dead leaves per month). Blue: cycle 1; red: cycle 2. Points are monthly measurements

The combination of leaf emission and death allowed us to compute the number of standing leaves and the longevity of individual leaves (Figures 4.6A and B).

Taking into account the longer cycle duration in Bansoa, the time course of the number of standing leaves (Figure 4.6A) appeared fairly similar over the three sites for a given genotype, over the three genotypes for a given site and across the two seasons for any combination of cycle and genotype. This situation contrasted with the important differences that were observed in terms of leaf duration (see below) and death and suggests that the rates of emission and death were adjusted during the season in order to reach a target time-course of standing leaf number (and probably leaf area, of which it is a primary determinant).

Globally, leaf longevity seemed to increase with leaf rank (Figure 4.6B). It was markedly higher in the second cycle in Bomono and Bansoa, unlike in Njombé where the two cycles were very similar. The leaves of F568 displayed the highest longevity in all sites and this effect was even more pronounced in the second crop cycle. This effect had been previously attributed to the resistance of F568 against BLSD (Chapter 3). Here, however, the superior leaf longevity of F568 was also observed

in Bansoa, where BLSD is absent, and in Bomono, where the plants seemed to be under the most adverse conditions. This would suggest that the longer leaf longevity of F568 is a constitutive trait and not only a consequence of its BLSD resistance. Whether the BLSD resistance and longer longevity would result from a common mechanism remains an open question.

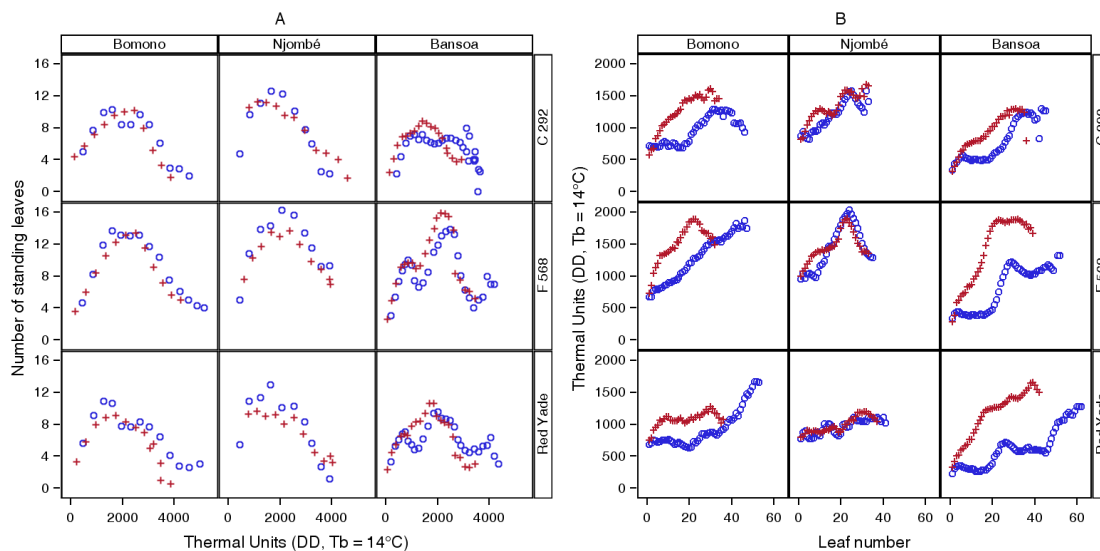


Figure 4.6. (A) Time course of the number of standing leaves, (B) Individual leaf lifespan.
Blue: cycle 1; red: cycle 2.

4.3.5. Leaf area

The individual leaf area and the time course of whole plant leaf area are shown on Figure 4.7. The area of successive leaves increased until ca. 80% of the leaves were produced, and decreased thereafter (Figure 4.7A). Leaf area was consistently higher in Njombé compared to Bomono and Bansoa. Compared to the first cycle, the rank of the largest leaf in the second cycle was consistently shifted towards smaller ranks in comparison with the first cycle, which implies that floral transition occurred earlier in the second cycle. The shift was similar for the three genotypes in each site. It was smaller for Njombé than for Bomono and Bansoa. The area of the largest leaf, however, was similar in the two cycles except for C292 in Njombé and Bansoa and for F568 in Njombé where it was higher in the second cycle.

By summing the area of standing leaves, we calculated the time course of whole plant leaf area (Figure 4.7B). Following a short acceleration phase, the whole plant leaf area increased linearly until flowering time where a sharp transition followed the cessation of leaf production. After flowering, the whole plant leaf area declined linearly until harvest. In Bomono, the whole plant leaf area was similar in both cycles yet the peak occurred earlier in the second cycle. In Njombé, the curves of the two cycles overlapped nicely, except for C292 whose plant leaf area was larger in the second cycle. The most contrasting site was Bansoa, with a nearly doubled maximum plant leaf area, a shift of that peak area of approximately 1000 °C.days and a much longer declining phase. The simultaneous consideration of leaf emission, longevity and area (Figures 4.5 to 4.7) indicates that the higher plant leaf area in Bansoa was almost only due to the increased leaf longevity (Annexes 4.1). This very specific behavior could be attributed to the lack of synchrony of the two cycles with the climate seasons. Indeed, in Bansoa the second cycle began in the rainy season and four months before the flowering of the first cycle, which means that the mother plant was very active in biomass production phase. These results would indicate that the longevity of leaves was determined independently of their size, was source limited and came second in sink priority after leaf emission and expansion.

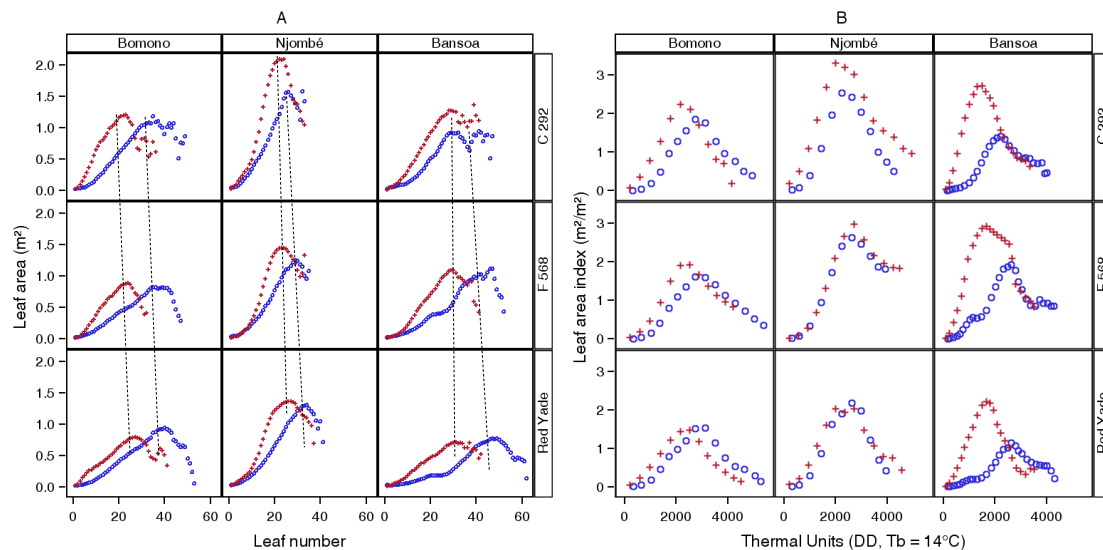


Figure 4.7. (A) Individual leaf area. (B) Time course of whole plant leaf area (LAI).
Blue: cycle 1; red: cycle 2

Figure 4.8 illustrates the consequence of the differences of leaf dynamics and size on the leaf area duration (which is a proxy of cumulated light interception). The largest difference appeared between the first and second cycles of Bansoa and indicates that the gain in whole plant leaf area during the first months in the second cycle resulted ultimately in a doubled light interception at the crop cycle scale. The earlier increase of whole plant leaf area of C292 in the second cycle in Njombé and Bomono also led to increased leaf area duration, although to a lesser extent compared to the case of Bansoa.

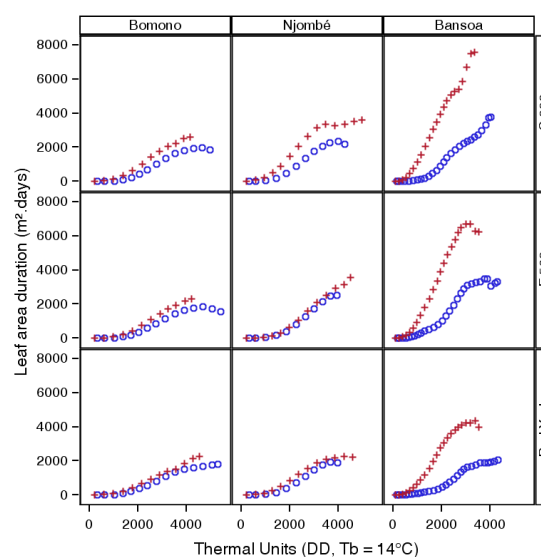


Figure 4.8. Time course of leaf area duration (LAD).
LAD is equal to the integration of the daily whole plant leaf area from planting.
Blue: cycle 1; red: cycle 2

4.3.6. Resistance to BLSD

The values of the index of resistance to BLSD for the different genotypes, sites and cycles are reported in Figure 4.9 (for more details, see Annexes 4.2). The higher resistance of F568 compared to C292 and Red Yade was much pronounced in the two sites where the disease was prevalent. On the opposite, no differences were observed between the three genotypes in Bansoa where the disease was considered as absent. Differences between cycles were not significant in all but one case.

The absence of BLSD symptoms in Bansoa confirm works previous studies which demonstrated that symptom development of BLSD are influenced by climatic factors such as temperature, relative humidity and rainfall (Craenen, 1998; Mouliom-Pefoura, 1995; Mouliom-Pefoura and Mourichon, 1990; Mouliom-Pefoura et al., 1996; Mourichon, 2003; Mourichon et al., 1997). A stronger sensitivity of *Mycosphaerella fijiensis* to low temperatures is a factor that could play a major role in the development of the BLSD in highland areas. Jacome and al. (1991) indicated that temperatures between 20-35 °C are favorable for germination of conidia and ascospores of *M. fijiensis*. The optimal range for BLSD development is 25-28 °C. However, the effect of temperature on BLSD development often becomes distinct only when optimum humidity condition (80-90%) prevail at the same time. Water availability has an important influence on the spread of BLSD, because the formation, distribution and germination of both conidia and ascospores require free water (Wardlaw, 1972). The results obtained in chapter 2 at Njombé and Bomono confirm that conditions in lowland areas are favorable for the development of BLSD compared to Bansoa (altitude about 1400 m). Moreover, Gauhl (1994) and Stover (1983) showed that temperatures below 20 °C inhibited germ tube growth of *M. fijiensis* and conidiospore release is also reduced when temperatures are lower than 20 °C. Mouliom-Pefoura et al (1996) found in Dschang (Cameroon, altitude > 1300 m) that the environment at high-altitude area was characterized by great differences in minimal temperatures (about in Bansoa). These authors showed that incubation period was shorter for Yellow Sigatoka caused by *M. musicola* (15 to 18 days) than for *M.*

fijiensis (22 to 25 days) and this may account for the disappearance of BLSD in this high-altitude site.

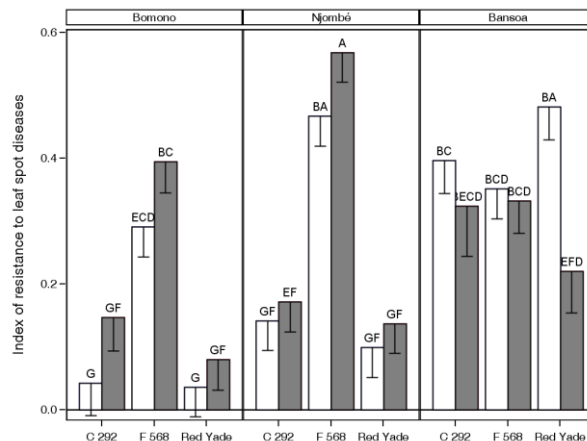


Figure 4.9. Index of resistance against BLSD.

Values in the same site followed by identical letters are not significantly different at 5%. Error bars represent standard errors of means. Open bar symbols: cycle 1; solid bar symbols: cycle 2.

4.3.6. Yield components and phenology

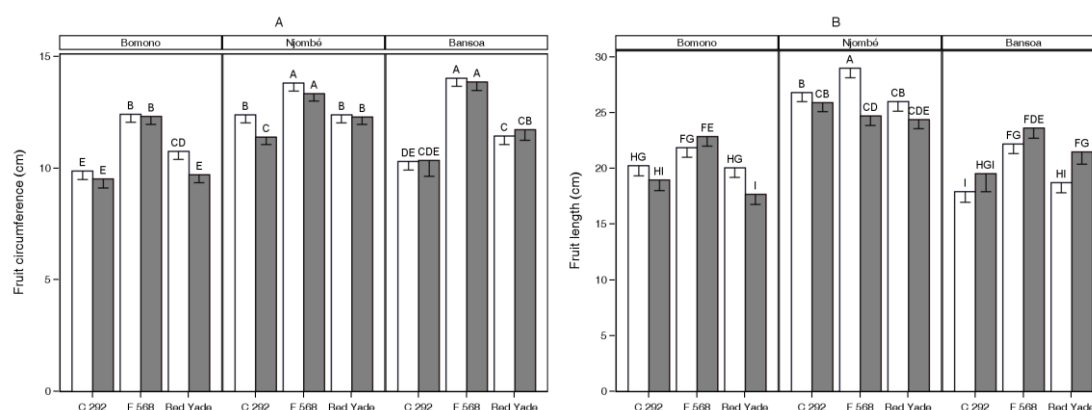
Yield components are reported on Figures 4.10 (A-H). The yield was superior in Njombé compared to Bomono and Bansoa, resulting from slightly better values of all components in Njombé. The yields were similar in the two cycles at Bomono and Njombé, but were superior in the second cycle at Bansoa, due to an increase of fruit length and fruit number per hand that might be attributed to the increased leaf longevity, plant leaf area and cumulative leaf area (see above).

The comparison of the three genotypes indicates that the two hybrids were outyielding Red Yade in Bomono and Njombé, while only F568 in Bansoa. In the three sites, C292 produced a constitutively higher number of hands per bunch and fruits per hand, while F568 produced larger and longer fruits. Interestingly, the production of hands and fruit of C292 was responding to favorable conditions of Bansoa in the second cycle, unlike that of F568 and Red Yade which remained remarkably constant across cycles. These results indicate that C292 initiates a large number of sinks (hands), as a function of source activity at flowering, but does not anticipate future adverse conditions that reduce leaf longevity and threaten the plant ability to achieve complete fruit filling. On the opposite, F568 would have a more conservative strategy as it

initiates a lower and stable number of sinks and, in combination with its higher leaf longevity, secures fruit filling even in adverse conditions. One could therefore expect C292 to have a higher yield potential than F568 in favorable conditions.

It seems surprising that the superiority of F568 in terms of leaf longevity, whole plant leaf area, all favourable to fruit filling, only led to superior yield in Bansoa. On the two other sites, F568 did not outyield the two other genotypes and had a similar yield to C292. This would suggest, unlike the results of Chapter 3, that C292 and F568 would be equally resistant to BLSD, although through different mechanisms.

The superiority of F568 in Bansoa suggests that it would have constitutive mechanisms of leaf longevity, while C292 would rather have compensating mechanisms that are advantageous in the presence of BLSD but that are of little interest in the absence of the disease. The small yield differences between the two hybrids in Njombé and Bomono also suggest that the increased leaf longevity of F568 is a costly mechanism. Given that F568 tend to produce more robust stems, one could hypothesize that it may produce thicker leaves as well. An increased allocation to the root system might also contribute to improve the capture of soil resources and the performance under water deficit. These variables, however, were not recorded in our experiments.



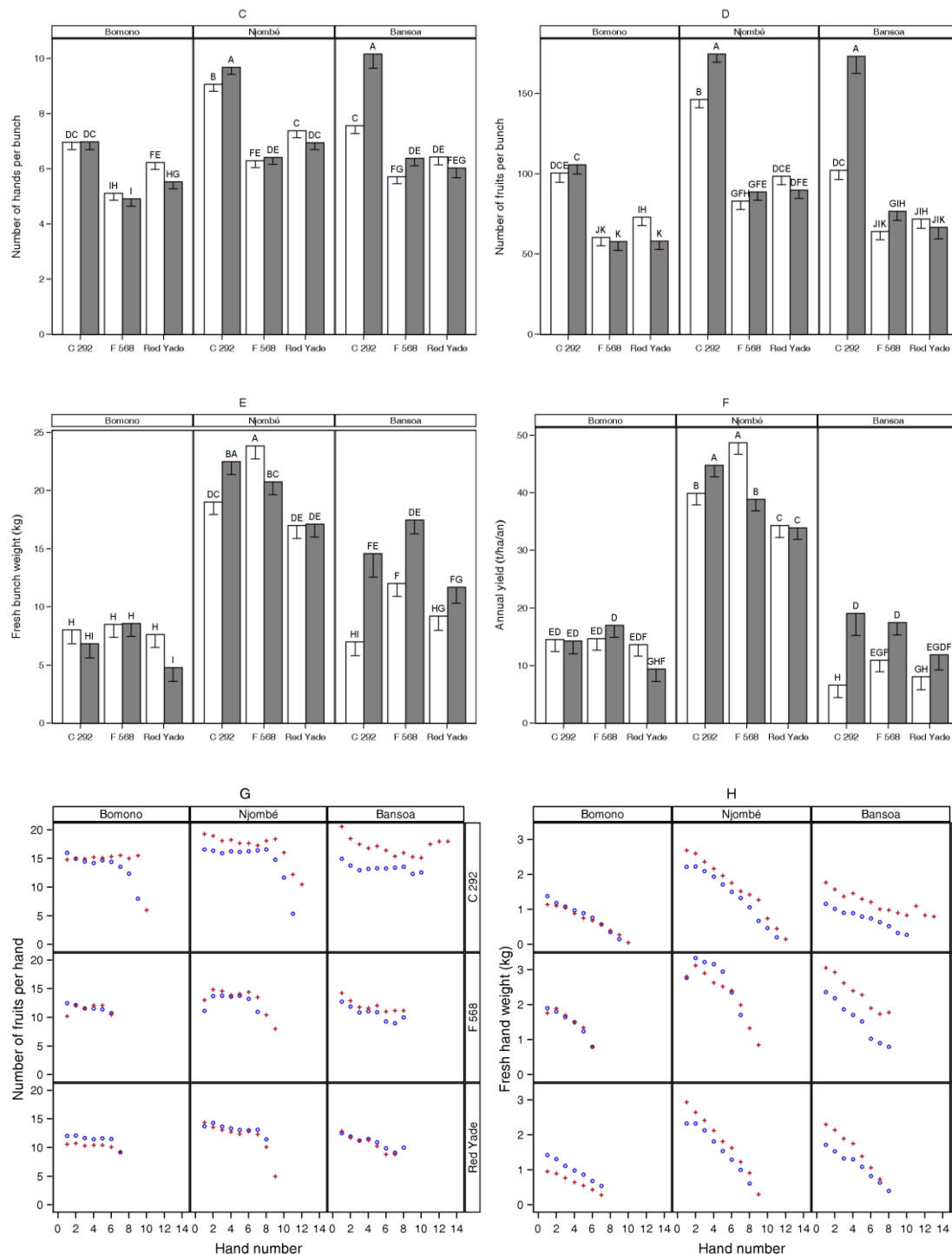


Figure 4.10. Yield components.

Values in the same site followed by identical letters are not significantly different at 5%. Error bars represent standard errors of means. Open bars / blue symbols: cycle 1; solid bars / red symbols: cycle 2.

4.3.7. Relations among yield components

The relations between yield components were analyzed by principal component analyses. Figures 4.11 and Table 4.9 report the component

scores and correlation matrix of a PCA on the complete dataset (all sites confounded). The first two components accounted for more than 85% of the total variance and revealed the independence between growth-related components (fruit size and weight) and development-related components (fruit and hand numbers). All components were oriented towards the first component, indicating that a significant part of the variability was due to co-variation of fruit size and number. Bunch weight tended to be more correlated with size than with number.

Hand weight was therefore the main driver of bunch weight (Table 4.9). The lack of strong correlation between hand weight and number of hands shows that there was no competition for assimilate allocation to these two components and is consistent with the fact that the number of hands is set at floral differentiation while hand weight is set during fruit filling. Hand weight, in turn, was determined by the number and size of fruits, but there was only a weak positive correlation between the number of fruits (set at flowering) and their size (set during the fruit filling). The overlapping of cycles indicates that these correlations were consistent over cycles.

As there were important yield differences between sites, the analysis was also performed separately for each site (Figures 4.11 B-D). In all sites, the same pattern of independence between growth vs development component was apparent. The main difference with the three-sites analysis was that the co-variation of fruit size and number was second in importance compared to the antagonistic variation of size and number, which was oriented along the first axis. This would suggest that the conditions of the three sites generated the co-variation, while genotypic differences (within sites) were more responsible for the antagonism between size and number. As for the three-sites analysis, the site-specific analysis revealed that bunch weight was more related to fruit size than to fruit number.

These correlation analyses therefore indicate that, in our experimental conditions combining BLSD, low soil fertility and water deficit, fruit size was an important determinant of bunch yield, which implies that the ecophysiological processes influencing fruit filling should be a target for

improvement through crop husbandry or breeding. As mentioned before, the number of fruits initiated at flowering was also an important determinant of yield for C292, but much less for F568 and Red Yade which initiated a fixed number of fruits. The control of fruit initiation at flowering appears therefore as an important factor in the balance between high performance potential (in favourable conditions) and yield stability (in a range of adverse conditions).

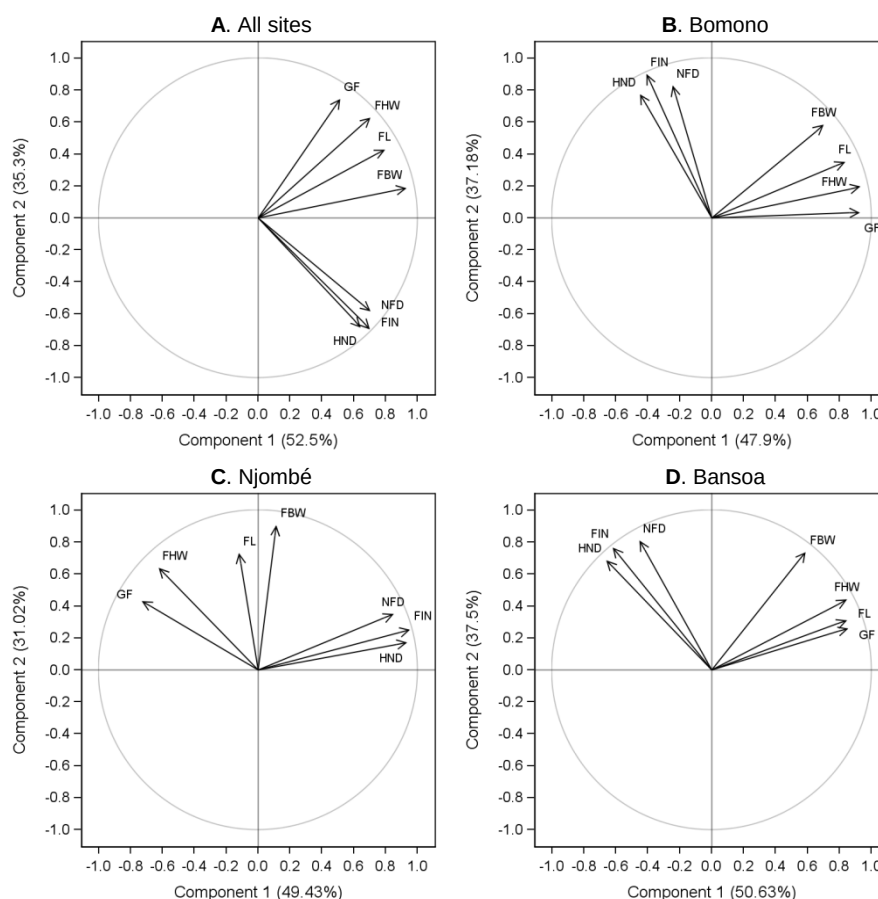


Figure 4.11. Principal component analysis of yield components – component patterns. (A) PCA on the whole dataset, (n=904). (C-D) PCA per site (n=312, 356, 236, respectively). (FHW) Fresh hand weight (kg); (FBW) fresh bunch weight (kg), (FL) fruit length (cm), ((GF) grade of fruit, HND) number of hands per bunch, (FIN) number of fruit per bunch and (NFD) number of fruits per hand. (For more details, see also Annexes 4.3).

Table 4.9. Correlations between yield components in all sites and cycles (n=904)

	FBW	FHW	FL	GF	HND	FIN	NFD
FBW	1.00	0.81	0.76	0.54	0.47	0.50	0.50
FHW	0.81	1.00	0.74	0.76	-0.00	0.04	0.16
FL	0.76	0.74	1.00	0.69	0.20	0.25	0.30
GF	0.54	0.76	0.69	1.00	-0.12	-0.12	-0.08
HND	0.47	-0.00	0.20	-0.12	1.00	0.94	0.74
FIN	0.50	0.04	0.25	-0.12	0.94	1.00	0.88
NFD	0.50	0.16	0.30	-0.08	0.74	0.88	1.00

4.3.8. Influence of available soil water on yield components

Figure 4.12 illustrates the relationship between the number of fruits per hand and the soil water potential around floral transition (Figure 4.12A) and between the length of the fruits and the soil water potential during fruit filling (Figure 4.12B). These pairs of variables were chosen on the basis of section 4.3.7 as indicators of plant stress and soil conditions during establishment of fruit set and fruit size.

Interestingly, the data from the two cycles do not show contrasting patterns of relations, which means that the soil water potential effect (represented as the graph abscisse) accounted for the main environmental difference between the two cycles. The monitoring of critical environmental factors is therefore a key element for the analysis of multi-season trials.

With few notable exceptions that will be discussed below, both yield components appeared to be independent from the level of water deficit measured in the field, which would suggest that the experienced water deficit was not a primary limiting factor of photosynthetic activity.

The main exceptions were observed for F568, for which positive correlations were observed between fruit set and SWP at floral transition in Njombe (cycle 2, $r=0.44$, $P<0.001$), and between fruit size and SWP during filling in Bansoa ($r=0.78$, $P<0.001$). These correlations could be interpreted in terms of the larger plant leaf area of F568, which would have led to increased water use and decreased soil water content. However, F568 did not seem to reduce the SWP below that of the two other genotypes. An alternative hypothesis could be that fruit setting and filling by F568 is more responsive to the soil water potential, and display a water saving strategy that might also contribute to its longer leaf longevity.

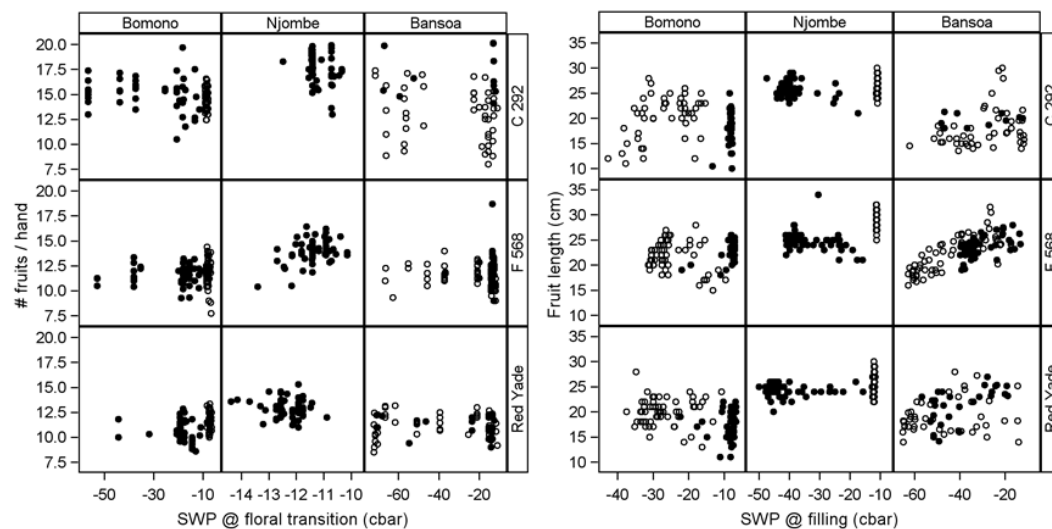


Figure 4.12. Correlations between indicators of water deficit and selected yield components.

Soil water potential (SWP) at floral transition was computed as the average SWP during a one-month period centered on the estimated floral transition date of each genotype. SWP at filling is the average SWP from the time of shooting to harvest. Open circles: cycle 1; closed circles: cycle 2. (For more information, see also Annexes 4.4)

4.4. CONCLUSION

The sites of this study had been previously shown to impose contrasting biotic and abiotic natural constraints to plantain cultivation. As a consequence of strong seasonal effects, combined with differences in crop durations among sites and cycles, our experiment resulted in a set of six contrasting scenarios in which the main effects of site and cycle were blurred by important interactions. The whole dataset allowed therefore to relate the behavior of the three genotypes to a wider and more continuous set of conditions than initially expected. However, one must remember that several factors strongly affected plant performance and that these were not combined in a factorial design.

Not surprisingly, plants encountered the most adverse conditions in Bomono, with a combination of very low soil fertility and available soil water and a pressure of BLSD. The lack of relation between soil water potential at critical phenological stages and yield components in this site suggests that water deficit was not the primary limiting factor of yield. Plants also encountered severe conditions in Bansoa, where the long dry season and the reduced precipitation resulted in a prolonged

episode of low soil water potential that appeared as the main limiting factor of yield. The absence of BLSD certainly contributed to reveal this relation. The most favourable conditions for plant production were encountered in Njombé, where BLSD was the only strong factor affecting plant performance.

If some degree of water deficit occurred in the three sites, it did not affect the rate of leaf emission (during the vegetative phase), nor the number of fruits (at flowering), which suggests that the small amount of irrigation was efficient in preventing dramatic effects of water deficit which would have blurred the evaluation of the three genotypes.

The results of chapter 3 suggested that the resistance of F568 to BLSD was manifested by an increased leaf longevity. Here, however, the superior leaf longevity of F568 was also observed in Bansoa where BLSD is absent and in Bomono where the plants seemed to be under the most adverse conditions. These new data suggest that the longer leaf longevity of F568 is not necessarily a consequence of its BLSD resistance.

Leaf longevity appeared to be independent of leaf size, to be source limited and to come second in sink priority after leaf emission and expansion. The superior leaf longevity of F568 might therefore relate to assimilate allocation rules. From this point of view, C292 was able to produce as much yield as F568 (in Njombé and Bomono), despite having a lower whole plant leaf area. The larger pseudostem of F568 indicates that this genotype, compared to C292, diverts more assimilates from yield organs to support other organs or functions. Such behavior might support costly mechanisms of leaf longevity, such as increased leaf thickness or reduced stress through increased root systems. F568 would therefore combine the hypersensitivity resistance mechanism of its ancestor (Calcutta 4, REFERENCE) and would have a constitutive leaf longevity arising from modified assimilate allocation.

A surprising result from our experiment is the similarity of the time course of the number of standing leaves over all scenarios and genotypes, despite important differences in leaf death and longevity.

This result would imply that the rate of leaf emission is geared during the crop cycle to maintain a target number of green leaves. The rate of emission is primarily determined by temperature, but the effect of temperature in our experiment was limited due to its stability over time in all sites.

In the array of BLSD, low soil fertility and water deficit scenarios encountered here, fruit size appeared to be an important determinant of bunch yield. This indicates that yield improvement through crop husbandry or breeding should focus on ecophysiological processes during fruit filling. The number of fruits initiated at flowering was an important determinant of yield only for C292, which initiated a variable number of hands, unlike F568 and Red Yade which initiated a fixed number of fruits. This plasticity of C292, combined with its large leaf area, should be an advantage compared to the other genotypes if favorable conditions occur during the fruit filling period. Under the unfavorable conditions of our trials, however, C292 turned out to be unable to sustain the demand for assimilate of its large number of fruits, while fruit filling of the more conservative F568 and Red Yade was not affected. The control of fruit initiation at flowering appears therefore as an important factor in the antagonism between high performance potential (in favourable conditions) and yield stability (in a range of adverse conditions).

From a breeding point of view, the comparison of the three genotypes and the multiple aspects on which they differ indicate that important ecophysiological traits segregated during the development of the hybrids and/or that heterosis can be important for those traits in bananas. It also shows that the scope for genetic improvement of bananas production under abiotic and biotic constraints remains important.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the PIC-Cameroun project (Coopération Universitaire au Développement, Communauté Française de Belgique) and by a PhD fellowship from the Université catholique de Louvain. The authors wish to thank Mr. M. Nguidjoï, S. Nandjoum, A. Pieppie, M. Djoubissié, B. Djithe, W. Nguefack, M. Kadouna and B. Nguidjoy from CARBAP for their support in managing the trials and for the collection of raw data in Bansoa, Njombé and Bomono.

REFERENCES

- Akinyemi, S.O.S., Aiyelaagbe, I.O.O., and Akyeampong, E. (2010). Plantain (Musa spp.) Cultivation in Nigeria: a Review of Its Production, Marketing and Research in the Last Two Decades. *Acta Hort.* 879, 1–8.
- Aubert, G., and Segalen, P. (1966). Projet de classification des sols ferrallitiques. *Cah. ORSTOM. Série Pédologie* 4, 97–112.
- Baiyeri, K.P. (1996). Water Stress Effects on Plantain (MUSA sp. AAB) Suckers Grown Under Varying Nitrogen and Watering Regimes. *African Crop Sci. J.* 4, 159–166.
- Baker, D.A., Kallarackal, J., Milburn, J.A. (1990). Water relations of the banana. II. Physico-chemical aspects of the latex and other tissues fluids. *Aust. J. Plant Physiol.* 17, 69–77.
- Bananuka, J.A., Rubaihayo P. R., and Tenywa, M.M. (1999). Reactions of Musa Genotypes to Drought Stress. *African Crop Sci. J.* 7, 333–339.
- Cohan, J. - P., Abadie, C., Tomekpé, K., et Tchango Tchango, J. (2003). Performances agronomiques et résistance à la maladie des raies noires de l'hybride "CRBP-30." *InfoMusa* 12, 29–32.
- Craenen, K. (1998). Black Sigatoka Disease of Banana and Plantain: A Reference Manual (IITA, Ibadan.) 60 p.
- Delvaux, B. (1989). Rôle des constituants de sols volcaniques et de leurs propriétés de charge dans le fonctionnement de l'agrosystème bananier au Cameroun. *Fruits* 44, 309–319.
- Delvaux, B. (1995). Soils. In Bananas and Plantains, S. Gowen, ed. (CHAPMAN & HALL), pp. 230–257.
- Delvaux, B., Dufey, J.E., Vielvoye, L., and Herbillon, A.J. (1989). Potassium exchange behavior in a weathering sequence of Volcanic ash soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53, 1679.
- Dugain, F. (1960). Etude sur la fertilité des sols de la plaine bananière du Cameroun. *Fruits (Paris)* 15, 153–168.
- Dugain, F. (1960). Etude sur la fertilité des sols de la plaine bananière du Cameroun. *Fruits* 15, 153–168.
- Ekanayake, I. J., Ortiz, R., and Vuylsteke, D.R. (1994). Influence of leaf age, soil moisture, VPD and time of day on leaf conductance of various Musa genotypes in a humid forest-moist savanna transition site. *Ann. Bot.* 74, 173–178.
- Elong, J.G. (2003). Les plantations villageoises de palmier à huile de la Socapalm dans le bas-Moungo (Cameroun): un projet mal intégré aux préoccupations des paysans. *Les Cahiers d'Outre-Mer* 224, 1–11.
- Ganry, J. (1973). Etude du développement du système foliaire du bananier en fonction de la température. *Fruits* 28, 499–516.

- Gauhl, F. (1994). Epidemiology and ecology of black sigatoka (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) on plantain and banana in Costa Rica, central America. (INIBAP, Montpellier (France)) 120 p.
- Henriet, C. (2008). Silicon in banana (*Musa* spp.): a soil-plant system approach. Université Catholique de Louvain 249 p.
- Hulme, M., Doherty, R., Ngara, T., New, M., and Lister, D. (2001). African climate change: 1900-2100. *Clim. Res.* 17, 145–168.
- Ismail, M.R., Yusoff, M.K., and Mahmood, M. (2004). Growth, Water Relations, Stomatal Conductance and Proline Concentration in Water Stressed Banana (*Musa* spp.) Plants. *Asian J. Plant Sci.* 3, 709–713.
- Jacome, L.H., Schuh, W., and Stevenson, R.E. (1991). Effects of temperature and relative humidity on germination and germ tube development of *Mycosphaerella fijiensis* var. *difformis*. *Phytopathology* 81, 1480–1485.
- Kallarackal, J., Milburn, J.A. Baker, D.A. (1990). Water relations of the banana. III. Effects of controlled water stress on water potentiel, transpiration, photosynthesis and leaf grown. *Aust. J. Plant Physiol.* 17, 79–90.
- Kengue, J. (2004). L'enquête sur la sélection végétale et la biotechnologie (Cameroun) (Yaoundé, Cameroun) 27 p.
- Klute, A. (1986). Physical and mineralogical methods. In *Methods of Soil Analysis.*, A. Klute, ed. (Madison), p. 1188.
- Kwa, M. (2003). Activation de bourgeons latents et utilisation de fragments de tige du bananier pour la propagation en masse de plants en conditions horticoles in vivo. *Fruits (Paris)* 58, 315–328.
- Lassoudière, A. (2007). Le bananier et sa culture (Paris, France) 383 p.
- Lassoudière, A. (2012). Le bananier, Un siècle d'innovations techniques 376 p.
- Lembe Leumbe, O., Bitom, D., Tematio, P., Temgoua, E., and Lucas, Y. (2005). Etude de sols ferrallitiques à caractères andiques sur trachytes en zone de montagne humide tropicale (Mont Bamboutos - Ouest Cameroun). *Etude Gest. Des Sols* 12, 313–326.
- Lorenzen, J., Tenkouano, A., Bandyopadhyay, R., B., V., Coyne, D., A., and Tripathi, L. (2010). Overview of Banana and Plantain (*Musa* spp.) Improvement in Africa: Past and Future. *Acta Hort.* 879, 595–603.
- Martin, D., and Segalen, P. (1966). Notice explicative. Carte pédologique du Cameroun oriental au 1/1 000 000, (Yaoundé, Cameroun: ORSTOM) 133 p.
- Milburn, J.A. (1992). Advances in Studying Water Relations i the Banana and Other Plants. *Trans. Malalysian Soc. Plant Physiol.* 3, 35–42.
- Milburn, J.A., Kallarackal, J., and Baker, D.A. (1990). Water relations of the banana. I. Using solute potential of the latex for predicting the potentiel of field grown bananas. *Aust. J. Plant Physiol.* 17, 219–238.
- Miller, P., Lanier, W., and Brandt, S. (2001). Using Growing Degree Days to Predict Plant Stages (Montana State University Extension Services).
- Mouliom-Pefoura, A. (1995). Les cercosporioses des bananiers et plantains (*Mycosphaerella musicola* Learch et *M. fijiensis* Morelet). *Epidémiologie et*

- Ecologie dans le contexte des zones de production du Cameroun. University of Dschang, Dschang, Cameroon.
- Mouliom-Pefoura, A., Foko, J., A., and Fontem, D.A. (1996). Comparison of Development of *Mycosphaerella fijiensis* and *Mycosphaerella musicola* on Banana and Plantain in the various Ecological zones in Cameroon. *Plant Dis.* 80, 950–954.
- Mouliom-Pefoura, A., and Mourichon, X. (1990). Développement de *Mycosphaerella musicola* (maladie de Sigatoka) et *M. fijiensis* Morelet (maladie des raies noires) sur les bananiers et plantains. Etude du cas particulier des productions d'altitude. *Fruits* 45, 17–24.
- Mourichon, X. (2003). Overview of progress and results since the first international workshop on *Mycosphaerella* leaf spot diseases of bananas in 1989. In *Mycosphaerella Leaf Spot Diseases of Bananas: Present Status and Outlook*. Proceedings of the 2nd International Workshop on *Mycosphaerella* Leaf Spot Diseases Held in San José, Costa Rica, 20-23 May 2002, L. Jacome, P. Lepoivre, D. Marin, R. Ortiz, R. Romero, and J.V. Escalant, eds. pp. 11–18.
- Mourichon, X., Carlier, J., and Fouré, E. (1997). Les cercosporioses : maladie des raies noires (cercosporiose noire) ; maladie de Sigatoka (cercosporiose jaune) (Montpellier, France) 4 p.
- Murray, E.J., and Sivakumar, V. (2010). *Unsaturated Soils: A fundamental interpretation of soil behaviour* (John Wiley & Sons) 304 p. p.
- Noupadja, P. (2001). Bilan de 42 ans de données pluviométriques sur la station météorologique IRAD/CRBP de Njombé (Njombé, Cameroun) 19 p.
- Noupadja, P., Tomekpe, K., and Youmbi, E. (2007). Évaluation d'hybrides tétraploïdes de bananiers plantains (*Musa* spp.) résistants à la maladie des raies noires créés au Cameroun. *Fruits* 62, 77–88.
- Obiefuna, T.O.C. and Ndubizu, J.C. (1979). Estimating leaf area of plantain. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 11, 31–36.
- Opfergelt, S. (2008). Silicon cycle in the soil-plant system: biogeochemical tracing using Si isotopes. Université Catholique de Louvain 311 p.
- Ortiz, R., and Cauwer, I. de (1999). Genotype-by-environment interaction and testing environments for plantain and banana (*Musa* spp. L.) breeding in West Africa. *Tropicultura* 16-17, 97–102.
- Plucknett, D.L. (1978). Tolerance of some tropical root crops and starch-producing tree crops to suboptimal land conditions. In *Proceedings of a Symposium, Presented during the Annual Meetings, (Houston, Texas)*, pp. 125–144.
- Ranst, E., Verloo, M., Demeyer, A. and, and Pauwels, M.J. *Manual for the Soil Chemistry and Fertility Laboratory—Analytical Methods for Soils and Plants, Equipment, and Management of Consumables* 243 p.
- Ravi, I., Uma, S., Vaganan, M.M., and Mustaffa, M.M. (2013). Phenotyping bananas for drought resistance. *Front. Physiol.* 4, 1–15.

- Rharrassi, F.K. (2008). Caractérisation du comportement de la matière organique vis-à-vis des éléments traces métalliques (Cu, Ni, Pb) dans les effluents industriels et les aquifères dans une BVE de Douala-Bassa (Cameroun). Dschang 42 p.
- Robinson, J.C. (1996). *Banana and Plantains* (Cambridge) 238 p.
- Robinson, J.C., and Galán Saúco, V. (2010). *Bananas and Plantains* (CAB International, Wallingford, UK) 311 p.
- Robinson, J.C. and Bower, J.P. (1987). Transpiration Characteristics of Banana Leaves (Cultivar 'Williams') In Response to Progressive Depletion of Available Soil Moisture. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 30, 289–300.
- SAS Institute Inc. (2010). SAS OnlineDoc® 9.2 (Cary NC: SAS Institute).
- Segalen, P. (1968). Les sols Ando ou Andosols. ORSTOM, ed. (IRD), p. 8.
- Sieffermann, G. (1969). Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun 183 p. p.
- Sieffermann, G. (1973). Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun: variations pédologiques et minéralogiques du milieu équatorial au milieu tropical (Paris, France: MEMOIRES ORSTOM, 66) 153 p. p.
- Soltani, A., Waismoradi, A., Heidari, M., and Hoshang (2013). Effect of Water Deficit Stress and Nitrogen on Yield and Compatibility Metabolites on Two Medium Maturity Corn Cultivars. *Int. J. Agric. Crop Sci.* 5, 737–740.
- Stover, R.H. (1983). Effet du cercospora noir sur les plantains en Amérique centrale. *Fruits* 38, 326–329.
- Stover, R.H., and Simmonds, N.W. (1987). *Bananas* 468 p.
- Swennen, R. (1990). *Plantain Cultivation Under West Africa Conditions: A Reference Manual* (Ibadan, Nigeria: IITA) 24 p.
- Tchatat, C. (2006). Conférence internationale sur la réforme agraire et le développement rural (CIRADR). (Cameroun) 16 p.
- Tematio, P., Kengni, L., Bitom, D., Hodson, M., Fopoussi, J.C., Leumbe, O., Mpakam, H.G., and Tsozué, D. (2004). Soils and their distribution on Bamboutos volcanic mountain, West Cameroon highland, Central Africa. *African Earth Sci.* 39, 447–457.
- Tematio, P., and Olson, K.R. (1997). Impacts of industrialized agriculture on land in Bafou, Cameroon. *J. Soil Water Conserv.* 52, 404–405.
- Tomekpe, K., Kwa, M., Dzomeku, B.M., and Ganry, J. (2011). CARBAP and innovation on the plantain banana in Western and Central Africa. *Int. J. Agric. Sustain.* 9, 264–273.
- Tomekpe, K., and Sodom, L. (2011). Development of Dwarf Plantain Hybrids with Resistance to Black Leaf Streak and High Yield: Lessons Learnt and outlooks [Abstract]. In ISHS/ProMusa Symposium Bananas and Plantains: Toward Sustainable Global Production and Improved Uses: Bahia Othon Palace Hotel, Salvador, Bahia, Brazil, pp. 10–14.
- Turner, D.W. (2003). Bananas-response to temperature. *Agric. Aust. Ag Fact.* 1–3.
- Turner, D.W. (2005). Facteurs affecting the physiology of the banana root system. In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its*

- Productive Management, D.W.T. and F.E. Rosales, ed. (INIBAP, Parc Scientifique Agropolis II), pp. 107–113.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1983). The Growth of Banana Plants in Relation to Temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 43–53.
- Turner, D.W., and Thomas, D.S. (1998). Measurements of plant and soil water status and their association with leaf gas exchange in banana (*Musa* spp.): a laticiferous plant. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 77, 177–193.
- Turner, D. W. (1995). The response of the plant to the environment. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (Chapman & Hall), pp. 207–229.
- Turner, D.W. (1994). Bananas and Plantains. In *Environnemental Physiology of Fruit Crops*, B. Schaffer and C. Anderson, ed. (CRC, Press, Boca Raton, Florida: Sub Tropical and Tropical Crops), pp. 37–64.
- Van-Asten, P.J.A., Fermont, A.M., and Taulya, G. (2011). Drought is a major yield loss factor for rainfed East African highland banana. *Agric. Water Manag.* 98, 541–552.
- Wardlaw, W. (1972). *Banana diseases including plantains and abaca* (Longman, London) 878 p.
- Xoconostle-Cazares, B., Ramirez-Ortega, A. F., Flores-Elenes, L. and Ruiz-Medrano, R. (2011). Drought Tolerance in Crop Plants. *Am. J. Plant Physiol.* 5, 241–256.
- Yerima, B.P.K., and Van Ranst, E. (2005). *Major Soil Classification Systems Used in the Tropics: Soils of Cameroon* 312 p.
- www.irad-Cameroon.org: Institut de Recherche Agricole pour le Développement (I.R.A.D). Zones Agro-écologiques, Centres, Stations et Antennes.

Le chapitre 4 a confirmé l'importance des variations d'offre en eau et de fertilité du sol sur les performances des trois génotypes. Dans la mesure où ces contraintes concernent l'acquisition de ressources du sol, nous avons choisi d'affiner notre caractérisation des trois génotypes en explorant l'architecture et la croissance de leur système racinaire.

Le chapitre 5 a pour principal objectif d'évaluer la morphologie des racines et d'établir les relations entre la croissance des parties aériennes et racinaires. Cette expérimentation a été conduite sur des jeunes plants dans un environnement contrôlé. Les indicateurs morphologiques des parties aériennes et racinaires ont été évalués en vue de déceler les différences qui pourraient éclairer les performances écophysiologiques des trois génotypes de plantains dans les conditions du champ.

CHAPTER 5

ROOT MORPHOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS

L. Sadow Mboula ^{1,2}, K. Tomekpe ³, X. Draye ¹

¹ Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud L7.05.11, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

² Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains (CARBAP), PO Box 832, Douala, Cameroon

³ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97 130 Capesterre-Belle-Eau Guadeloupe (French West Indies)

Article project.

ABSTRACT

Roots play essential roles in resource capture and plant mechanics and are therefore important elements of yield performance. The objectives of this work were to assess root morphology of plantain hybrids and evaluate some relationships between shoot and root growth.

Two new dwarf plantain hybrids (C292 and F568) and their grand-mother landrace (Red Yade) were grown in rhizotrons during three months. Shoot and root growth were monitored daily and plant height, pseudostem girth, leaf dynamic and leaf area were recorded monthly. Root tracings were analysed with SmartRoot to estimate the number, length, density and growth rate of the different roots orders.

Plants were assessed in the juvenile stage (leaf width < 10cm). At the shoot level, F568 had a lower average leaf emission (about 1 leaf/month) than the two other genotypes which resulted in a lower increase of the number of standing leaves (about 3 leaf/month) and of leaf area in time (about 60 cm²/month). This seemed to be responsible for a slower increase of pseudostem height and girth. The analysis revealed that root:shoot ratio of F568 was higher (about 1.60) compared to the other genotypes (< 0.9), indicating that this genotype allocated more assimilates belowground. At the level of root morphology, F568 also differed from the two other genotypes by favoring the branching of the primary root (0.75 LR/cm, ca. 30 % higher) at the cost of a reduced growth of the primary root.

Correlation analyses between shoot and root traits confirmed the contrasting behavior of F568 in terms of root and shoot growth and morphology and supported the interpretation in terms of different allocation of assimilates between shoot and root, and between root types. However, the data do not indicate that F568 would have a different root distribution that could contribute to the higher resistance to water deficit and low soil fertility that it showed in field trials. In the conditions of the present experiment, variations in root distribution were primarily driven by vigor and occurred irrespective of the genotype.

Keywords: Plantain, dwarfism, hybrid, root system, shoot system, rhizotron.

5.1. INTRODUCTION

Plantains (*Musa* spp., subgroup AAB) are perennial monocotyledonous herbs that grow in humid tropical and subtropical regions (Pillay and Tripathi, 2007). Plantains are considered a major staple food for nearly 70 million people in West and Central Africa with a production estimated at approximately 8 million tons (Tomekpe et al. 2011; Ravi et al., 2013).

Almost all varieties of plantain are subject to many abiotic stresses that can cause considerable yield losses. Lodging and drought are major constraints to productivity of almost all edible plantains and their improved hybrids. Both are exacerbated in plantains due to their intrinsically superficial root systems (Draye et al., 2003; Turner et al., 2007). In addition, several conditions such as mechanical impedance, suboptimal temperatures, anoxia and soil acidity contribute to further weaken the plantain root system and increase the prevalence of those constraints. Despite this, root system improvement in plantain has largely been neglected (Blomme, 2000).

Plant roots are primarily responsible for anchorage, water and nutrients uptake (Blomme et al., 2000). Roots of plantain are also sources of plant growth regulators that contribute to lateral shoot development and thus perennial growth (De Langhe et al., 1983; Martin-Prével, 1987; Lahav and Turner, 1989; Price, 1995). The importance of root architecture in resource capture comes from the fact that many soil resources are unevenly distributed or are subject to localized depletion, so that the spatial deployment of the root system will in large measure determine the ability of the plant to exploit those resources (Lynch, 1995; Pagès, 2002).

A wide range of approaches have been used to analyze the distribution of banana roots in soils: complete root system excavation, core sampling (Blomme, 2000), sector sampling (Araya and Blanco, 2001), trench profiles and rhizotrons (Lassoudière, 1971, 1978). These conventional strategies offer the possibility to conduct experiments over large plants or complete crop cycles, yet require separation of roots from the soil and are therefore time consuming and destructive. They led to the

identification of predictive relations between root and shoot traits during vegetative development (Lecompte et al., 2002; Lecompte 2002; Blomme et al., 2003; Blomme et al., 2005; Blomme and Swennen, 2006; Lecompte and Pagès 2007; Blomme et al., 2008). Blomme et al. (2005) demonstrated that at least 90% of the variation in root growth in the field can be predicted from shoot measurements. They reported that the best shoot indicators of root growth were leaf area, pseudostem girth and pseudostem height.

However, simulation studies with mathematical models of plantain root architecture have shown that emission, growth, diameter, direction and branching are essential for a quantitative and synthetic description of root system architecture (Lecompte et al., 2001; Draye et al., 2003). Rhizotrons are classically used for the direct and non-invasive observation of these parameters. Rhizotrons allow repeated observations on the root system of the same plant over time. Hydroponics and aeroponics allow more exhaustive and accurate measurements but rely on highly artificial environments and mask the spatial arrangement the root system.

With the increasing pressure of abiotic constraints, the breeding programs of African Research Centre on Bananas and Plantains (CARBAP, Cameroon) have embarked in the development of robust and resistant dwarf plantain hybrids (Tomekpe and Sadom, 2011). The objectives of this study were to assess the root morphology and to determine the relationships between shoot and root growth of new dwarf hybrids under greenhouse conditions.

5.2. MATERIALS AND METHODS

5.2.1. Genetic material

Two new plantain hybrids, C292 and F568 (AAA or AAB), and their grand-mother landrace (Red Yade) were used in this study (Tomekpe and Sadom, 2011). C292 and F568 are second generation hybrids obtained from the crossing of tetraploid (AAAB) genotypes (CRBP 753 and CRBP 776) with an improved secondary diploid (DS 11). The two

tetraploids were obtained formerly by crossing the BLSD sensitive plantain landrace “Red Yade” (AAB) with the BLSD resistant wild diploid *acuminata* “Calcutta 4” (AA). In early evaluation trials, C292 and F568 were scored as resistant to BLSD, dwarf and robust plantain types.

Vigorous sword suckers with lanceolate leaves of the three genotypes (C292, F568 and Red Yade) were uprooted in CARBAP field, washed, freed of root necrotic parts and used to produce experimental plants according to the PIF technique “Technique of Plants issued from stem bits”, which is based on the activation of latent buds (Kwa, 2003). Plantlets were produced off the ground in large quantities and in a relatively short time (Mayeki *et al.*, 2010).

Three stacks of 25 plantlets per genotype were shipped to Belgium in transparent perforated transparent bags (A4 size) containing moistened paper towel to prevent drying of biological material by evapotranspiration.

5.2.2. Experimental procedure

The experimentation took place at the Université catholique de Louvain (UCL, Belgium) in a greenhouse from 24 June to 27 September 2010. Preliminary tests (from 04 May to 15 June 2010) were conducted to test different soil substrates (sand, vermiculite and volcanic lava). The granules of volcanic lava (fraction: 0-3 mm, grey type) used in this study were found to be suitable for soil aeration, plant rooting and root visualisation at the rhizotron surface. It is composed mainly of SiO₂ and MgO whose contents can vary from 45 to 75% and 2-35%, respectively. These changes have a great influence on the viscosity. The lavas are always characterized by the presence of Al₂O₃ (Blanc, 1987). The sand is composed mainly of silica products (SiO₂ > 50%). The proportions in silts and clays are low compared to vermiculite and volcanic lava. In addition, this substrate has low withholding water to the roots. Vermiculite has a high cationic exchange capacity and is very active from the point of view physico-chemical. It can release in soil large amount of potassium and magnesium.

Eighteen rhizotrons (height, width and thickness: 80, 60 and 0.6 cm) were built according to the models of Nagel *et al.* (2012), Busch *et al.* (2006) and Lecompte *et al.* (2001) (Figure 5.1). The back of the rhizotron was made of plywood (Klepper and Kaspar, 1994) and the visible face was made of 6 mm thick plexiglass. The rigidity of the plexiglass and the thickness of the root space were maintained by four fixations at 15 cm from the left and right sides and at 10 and 45 cm from the top of the rhizotron. The plywood and plexiglass were sealed on the side by a rubber ring and a drainage system was ensured by holes of 3 mm placed every 2 cm along the bottom of the rhizotron. On the top of the rhizotron, the plywood was carved at a depth of 1.5 cm to leave room for the corm of the plantlets. The empty weight of rhizotrons ranged from 8 to 9 kg. During the growth of plants, rhizotrons were covered with an opaque plastic sheet to maintain the roots in the darkness. The outer face of the cover was white to avoid heating of rhizotrons. The rhizotrons were arranged at an angle of approximately 30° to the vertical (Busch *et al.*, 2006) to ensure that the majority of roots grew against the transparent wall.

Plantlets received from CARBAP were cleared of all roots. They were disposed through holes in plate of frigolith floating on a weaning solution (table 5.1; Hewitt, 1966). The solution was continuously aerated with an aquarium pump. The pots containing the weaning solution have a capacity of 20 L. Plantlets were maintained in a growth chamber at 25/28 °C with a relative humidity of 90%, a light intensity of 446 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ and a 12 h photoperiod. After 21 days, the plantlets were transferred to the rhizotrons which were subsequently filled with volcanic lava.

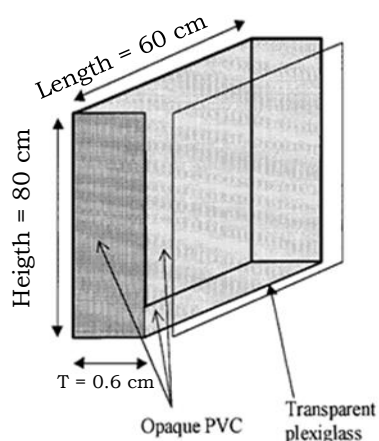
The rhizotrons were organised in 3 stacks (one stack of 6 rhizotrons per genotype) in the greenhouse compartment. The six rhizotrons in a stack were closely packed, so that the first and last ones experienced different room environments from the four center ones. The last one had its upper face exposed to the sunlight (depending on daytime), while the first one had its lower face exposed to the air. The first was noted as position 1, the next four as position 2 and the last one as position 3.

Daily temperature ($^{\circ}\text{C}$) and relative humidity (%) were measured with a datalogger near the experiment (Table 5.2). Thermal units or sum of degree - days ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{days}$) were calculated using a base temperature of 14°C (Ganry, 1973; Turner, 2003; Turner and Lahav, 1983).

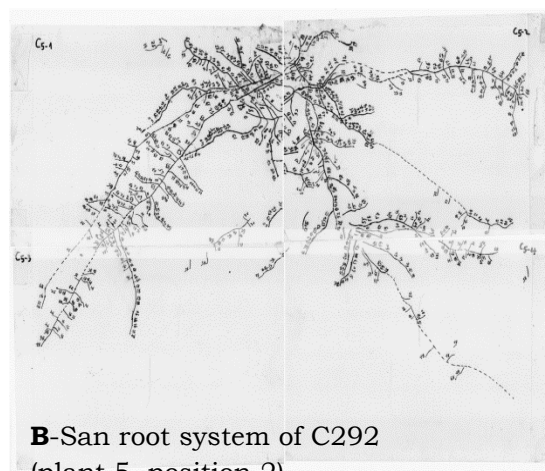
Plots were watered every two days and were fertilized with slow-diffusion of NPK (20-10-20, of 25 g per rhizotron) fertiliser (osmocote) mixed with the soil substrate before planting (Lecompte, 2002). Osmocote is presented in granule form coated with a protective resin that prevents direct contact with the root system of the plant.

At planting, plants had an average height (PH_0) and a girth (PG_0) of, respectively 10 cm and 1 cm, with three standing leaves. The average length (L_{f0}) and width (l_{f0}) of the leaves at planting were 10 and 5 cm respectively.

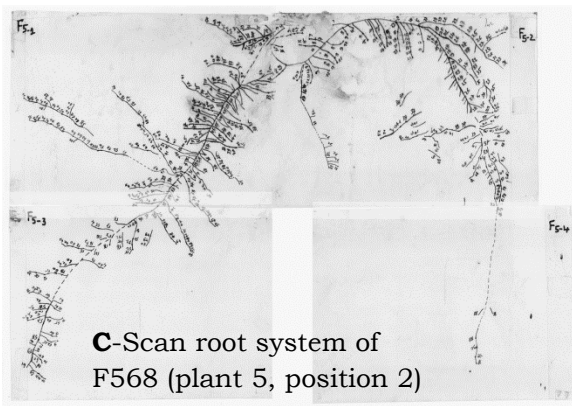
During the experiment, the maximum leaf width (l_{f0}) regardless of the genotype was between 7 and 10 cm. Plants were therefore at the juvenile stage (Lassoudière, 2007, 2012).



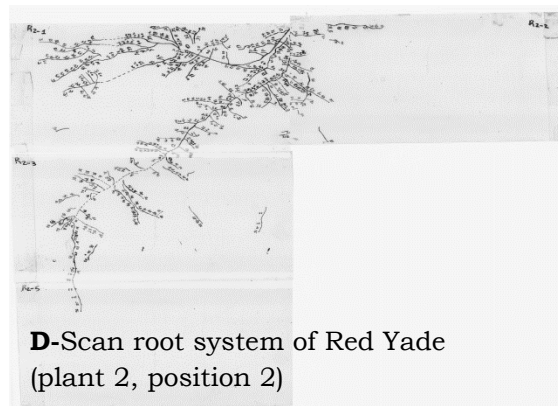
A- Schematic view of rhizotron with a side observation



B- San root system of C292 (plant 5, position 2)



C- Scan root system of F568 (plant 5, position 2)



D- Scan root system of Red Yade (plant 2, position 2)

Figure 5.1. Diagram of the rhizotrons and daily tracing of roots.

Diagram of the rhizotrons used in the experiments and daily tracing of root system of each genotype in position 2. Schematic view of rhizotron with a side observation (**A**). Adapted of Lecompte et al. (2001); Busch et al. (2006) and Nagel et al. (2012). T = Thickness. **B-C-D** (Daily tracing of root orders of C292-F568-Red Yade).

Table 5.1. Composition of the nutrient medium for the weaning phase.
Nutrient medium used for the weaning phase of plantlets

Compound	mM
Macro-elements	
Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O	400
KCl	200
K ₂ SO ₄	100
MgCl ₂ .6H ₂ O	200
MgSO ₄ .7H ₂ O	200
NaH ₂ PO ₄ .2H ₂ O	200
Trace elements	
Fe.EDTA.Na	80
H ₃ BO ₃	80
ZnSO ₄ .7H ₂ O	0.8
MnCl ₂ .4H ₂ O	8.0
CuSO ₄ .5H ₂ O	0.8
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ .4H ₂ O	0.8

Adapted of Kablan (2006)

Table 5.2. Monthly average weather data in the greenhouse

Months	temperature (°C)	Relative humidity (%)	TU (degree-days)
June	25.59	80.40	171.04
July	26.42	83.23	390.42
August	24.31	83.41	335.45
September	26.59	84.15	319.00
TOTAL	-	-	1215.93

5.2.3. Shoot and root measurements

Shoot measurements (Table 5.3) were made on each plant, at 0, 24, 46, 72 and 95 days after planting. Roots appearing along the plexiglass were drawn every day on a transparent acetate sheet attached to the plexiglass, using different colors for each root order and adding small time tags to allow subsequent analysis of growth increments (Fig.5.1B-D). At the end of the experiment (95 days after planting), the plants were taken out of the rhizotrons and were separated in leaves, pseudostem, rhizome and root system. Root systems were washed on a large sieve to facilitate the removal of soil particles. Dry weight of leaves, pseudostem, rhizome and root system were determined after drying at 105°C for 24 hours.

The acetate sheets were digitized with a flatbed scanner and analysed with SmartRoot to obtain morphological variables (Lobet et al., 2011). The whole set of root and shoot traits is detailed in table 5.1.

5.2.4. Statistical analysis

All the data were analyzed with the statistical software package SAS Version 9.3 (SAS Institute Inc., 2010). Variance analyses were performed using PROC GLM and PROC MIXED with genotype, position, age and root type as classification and fixed factors. Simple correlation analyses (PROC CORR) were used to estimate the relationships between the aerial growth and root system characteristics. Graphs and tables were drawn with SAS and EXCEL 2007.

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

Table 5.3. Data recorded and computed during the experimentation

Traits	Time	Name of parameter measured	Symbol used	Unit	Instrument, methods or formula
Architecture and growth shoot	Recorded monthly	Pseudostem height	PH _t	cm	Vernier caliper
		Pseudostem girth	PG _t	cm	Vernier caliper
		Number of new leaves	NNL _t	-	-
		Number of standing leaves	NSL _t	-	-
		Number of dead leaves	NDL _t	-	more than 3/4 of the leaf area turned yellow or necrotic
		Leaf length	L _l	cm	measuring tape
		Leaf width	l _l	cm	measuring tape
		Leaf area	LA _l	m ²	$LA_t = L_t * l_t * 0.83 * 10^{-4}$ Obiefuna et Ndubizu (1979)
	Recorded at end of experiment.	Shoot dry weight (leaves, pseudostem and rhizome)	SDW	g	Drying at 105°C during 24 hours in Sartorius 1216 Mp
Architecture and growth root	computed	Rank of roots	RR	-	Recorded for individual roots
		Total number of roots	TNR	-	-
		Total length of roots	TLR	cm	Computed globally and per root class
		Proportion of root orders	RP	%	Computed on the basis of root length
		Root growth rate	GR	cm day ⁻¹	Ratio of growth increment per unit of time, computed for individual roots
		Root length density	RLD	cm cm ⁻³	Root length in 5x5 cm ² area (computed over a discrete 5-cm grid covering the whole rhizotron surface)
		Root:shoot ratio	ratio	-	-
		Insertion angle of lateral root	ILA	°	SmartRoot data, measured for each lateral root
		Root branching density	RBD	# cm ⁻¹	SmartRoot data
		Relative distance	RD	cm	Sum of the RLD (over a discrete 5-cm grid) weighted by the distance of the grid element to the plant base
		Soil area explored	SAE	cm ²	Total area of the rhizotron containing roots, along a discrete grid of 5x5 cm ² elements.
		Compactness	-	cm ² cm ⁻²	Ratio of SAE to the area of the rectangle surrounding the whole root system.
		Light interception or Leaf area duration	LI or LAD	cm ² .days	Computed as the Cumulated sum of daily leaf area.
	Recorded at end of experiment.	Root dry weight (root system)	RDW	g	Drying at 105°C during 24 hours in Sartorius 1216 Mp
Architecture and growth	computed	Thermal Units	TU	Degree-days	$TU = \sum_{t=1}^n \left[\left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} \right) - T_b \right]$ where t_{min} is the minimum daily temperature, t_{max} is maximum daily temperature and T_b (14°C) is base temperature for plant growth of bananas (Ganry, 1973) (Ganry, 1973; Turner, 2003; Turner and Lahav, 1983)
		Root:shoot	Ratio (g.g ⁻¹)		$= \frac{\text{Dry weight of root system}}{\text{Dry weight of (leaves + pseudostem + rhizome)}}$

5.3. RESULTS AND DISCUSSION

5.3.1. Shoot traits

The results of the variance analysis and the mean values of shoot-related variables are shown in table 5.4 and figure 5.2. Not surprisingly, the age had a significant effect on all variables. The time course of leaf formation depended on genotype (GxAge effect). The lack of correlation between plant size and leaf formation (Table 5.5) suggests that the time course of leaf formation an intrinsic developmental feature of each genotype and not the result of vigor differences. On the opposite, the time course of leaf death was similar for all genotypes and positions. The number of standing leaves was therefore better correlated to leaf formation than to senescence. High correlations were observed between the number of standing leaves and pseudostem size. These reflected the causal role of the former in biomass production and the natural correlation between the number of leaves and the girth of the pseudostem. As a result, the factors affecting the number of standing leaves tended to affect pseudostem girth or height.

The position of the rhizotron (border effects) affected the number of standing leaves (and the diameter of the pseudostem) and the effect of genotype on the number of standing leaves and plant size. Given the small size of the plants and the absence of overlap between the leaves of neighbor plants, it is most likely that this position effect was mediated by temperature effects on root growth.

These analyses revealed the different growth behaviour of the genotypes (Figure 5.2). It appeared that F568 had a lower average leaf formation rate than the two other genotypes which resulted in a lower increase of the number of standing leaves and of plant leaf area in time. This, in turn, was responsible for a slower increase of pseudostem height and girth. It will be interesting to note if a similar effect occurred on root growth.

EXPERIMENTATIONS AND RESULTS

Table 5.4. Variance analysis (P-values) on shoot-related variables

Source	Size of plant			Leaf dynamics		
	NDF	PH _t	PG _t	NSL _t	NNL _t	NDL _t
Genotype	2	0.0089	0.1689	0.5174	0.2473	0.7875
Age	4	<.0001	<.0001	<.0001	0.0012	0.0196
Position	2	0.1707	0.0032	0.0163	0.2280	0.2474
G*Age	8	0.9880	0.3938	0.0326	0.0023	0.0887
G*Pos	4	0.0002	<.0001	0.0174	0.4286	0.8355
Pos*Age	8	1.000	0.9402	0.7211	0.1471	0.7910
G*Pos*Age	16	0.9979	0.5400	0.9597	0.3456	0.8675

Numerator degrees of freedom (NDF). Pseudostem height (PH_t, cm), pseudostem girth (PG_t, cm), number of standing leaves (NSL_t); number of new leaves (NNL_t); number of dead leaves (NDL_t), numerator degrees of freedom (NDF), probability of Lsmeans-tests for respective source of variation (P-values), Lsmeans-tests: p>0.05 = not significant, P≤0.05 = significant.

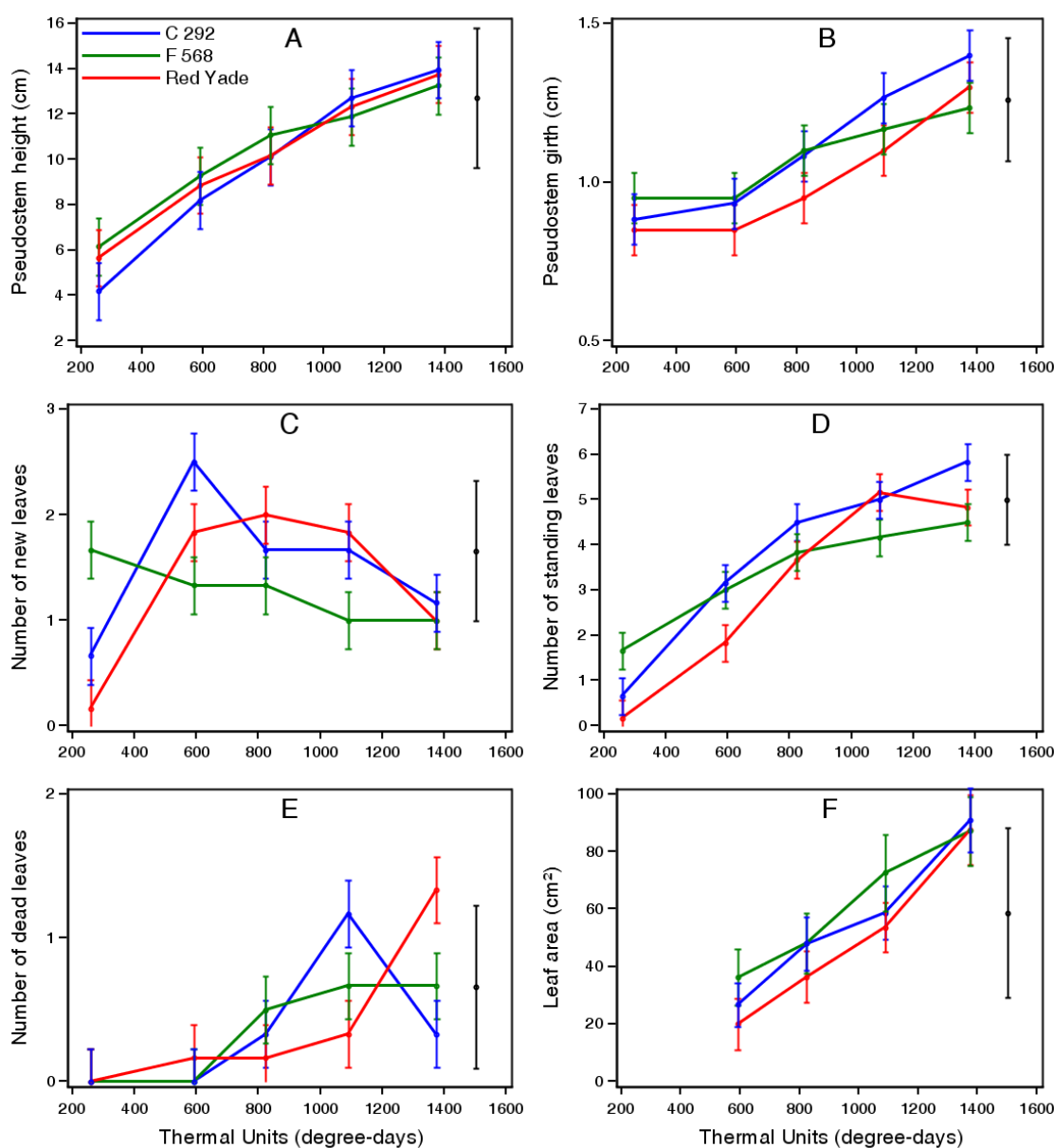


Figure 5.2. Time course of shoot-related variables as a function of degree-days.

Blue: C292, green: F568; red: Red Yade. Points (± SEM) correspond to monthly

Table 5.5. Correlation coefficients between shoot-related variables

	PH _t	PG _t	NSL _t	NNL _t
PG _t	0.68***			
NSL _t	0.70***	0.64***		
NNL _t	0.15	0.01	0.40***	
NDL _t	0.41***	0.39***	0.31*	0.01

Pseudostem height (PH_t, cm), pseudostem girth (PG_t, cm), number of standing leaves (NSL_t), number of new leaves (NNL_t) and number of dead leaves (NDL_t) were recorded monthly. For more details, see the parameters presented in figure 5.2.

*, **, *** indicate significance level at P<0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

5.3.2. Dry weight and root:shoot ratio

The average values of the dry weight of the different plant parts and of the root:shoot ratio, along with the results of the variance analysis, are reported on figure 5.3 and table 5.6.

Leaves and roots made the largest contribution to plant dry weight. The low contribution of the pseudostem, compared to field studies where it contributes to more than 50% of the biomass (Schaffer *et al.* 1996), results from the very small size of the plants in this experiment. Consistently with the shoot morphology data, Red Yade had larger leaves and pseudostem dry weight than the other genotypes. The most interesting result was, however, that F568 had the highest root dry weight of the three genotypes, although this difference was not large enough to generate a significant Genotype x Plant part interaction.

In terms of root:shoot ratio, however, this effect of F568 was large enough to drive a significant main effect of the genotype (Fig. 5.3B) . It seems therefore that F568 is allocating more biomass to the root system, which correlates probably with its slower pseudostem growth and leaf emission rate. In Chapter 4, we proposed that F568 may divert more assimilate from yield organs towards the growth and maintenance of other organs. The present results suggest that root growth may benefit from this behavior. Figure 5.3B also contributes to understand the nature of the position effect and Genotype x Position interactions which were observed on shoot morphology and on the dry weight. Indeed, the root:shoot ratio of plants grown in the rhizotrons that were more exposed to the solar radiation (position 3) was greatly improved in two of the genotypes. This response can be interpreted by the high temperature of the rhizotrons in position 3 and the high sensitivity of

root growth to soil temperature. Red Yade was apparently insensitive to this effect, probably causing the different Genotype x Position interactions. Previous studies also reported that root-shoot ratio is strongly influenced by environmental conditions (Brouwer et *al.*, 1969; Squire, 1993; Martinez Garnica, 1997; McMichael and Burke, 1998; Lecompte, 2002) but also by the developmental stages of the plant (Brouwer, 1966; Gousseland, 1983).

Table 5.6: Variance analysis (P-value) for dry mass and shoot:root ratio

Source	NDF	Dry weight (g)	Root:shoot ratio
Genotype (G)	2	0.0491	0.014
Position	2	0.0103	0.084
Plant part	3	<.0001	.
GxPos	4	<.0001	0.752
GxPart	6	0.1213	.
PosxPart	6	0.1741	.
GxPosxPart	12	0.1469	.

Measurements at the end of the experiment, probability of Lsmeans-tests for respective source of variation (P-values), Lsmeans-tests: $p > 0.05$ = not significant, $P \leq 0.05$ = significant. For more details, see the parameters presented in figure 5.2.

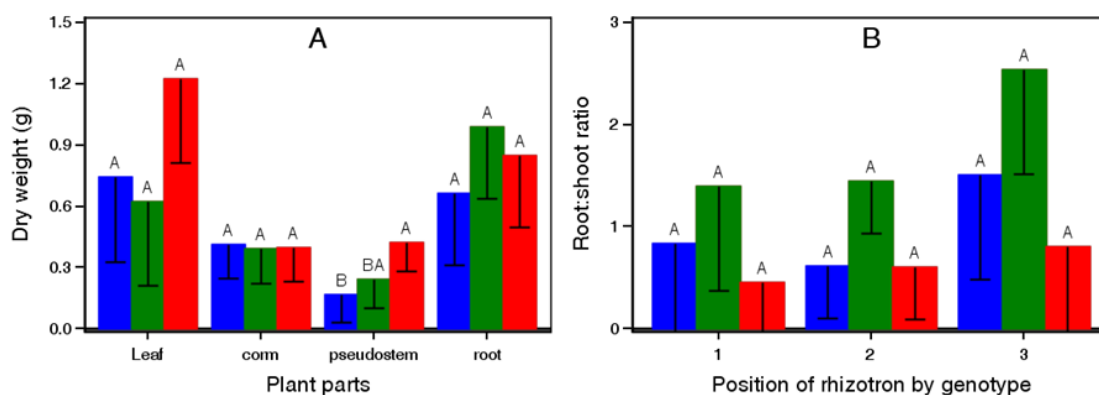


Figure 5.3. Genotypic values of plant parts dry weight (A) and of the root:shoot ratio in each position(B).

Each histogram corresponds to measurements at the end of experiment. Error bars represent standard errors of means ($\pm$ SEM). Blue: C292, green: F568; red: Red Yade. Position of rhizotrons: at the top (3), medium (2) and bottom (1). For more details, see the parameters presented in table 5.6.

5.3.3. Root Characteristics

The mean values of root growth and morphological indicators, along with the results of their variance analysis, are reported on table 5.7 and figures 5.4.

The root growth decreased significantly with increasing root order, with the exception of the primary roots of F568 which were growing slower than their laterals, resulting in a significant Genotype x Order interaction (table 5.7). The growth rates observed in this experiment were very low compared to those reported in the literature. Lecompte (2002) estimated growth rates of the different root types between 0.08 and 3.7 cm day⁻¹, and obtained in a similar experiment that the mean growth rate of primary roots was about 2.4 cm day⁻¹. Results of Lecompte *et al.* (2001) were similar to those of Riopel and Steeves (1964) on vermiculite. The minimum and maximum growth rate for primary roots reported by the same authors were respectively 0.6 and 4.2 cm day⁻¹, and were similar to data of different cultivars of banana in a review by Turner (1994). We did not observe particular symptoms of root senescence, which suggested that the conditions in the greenhouse or in the rhizotrons impeded on the general growth of the plants.

The total length of roots strongly depended on root order. There were large genotypic differences in mean value but these were not significant due to the large variability of this variable. The fact that a varying proportion of the roots grew along the plexiglass probably increased the variability of total root length. The situation was similar for the proportion of root orders (based on root length ratios), for which only the root order effect was significant. It is surprising that the superior root dry weight of F568 (Figure 5.3) did not translate into superior total root lengths. This may imply that F568 produced thicker roots compared to the other genotypes, or that more roots of F568 grew into the substrate and were not visible at the plexiglass.

The root branching angles were slightly more open in Red Yade compared to the other genotypes (table 5.7). A significant Genotype x Order occurred as a result of two high order classes showing reduced angles in C292 and F568. There were, however, very few roots of these higher classes in the dataset.

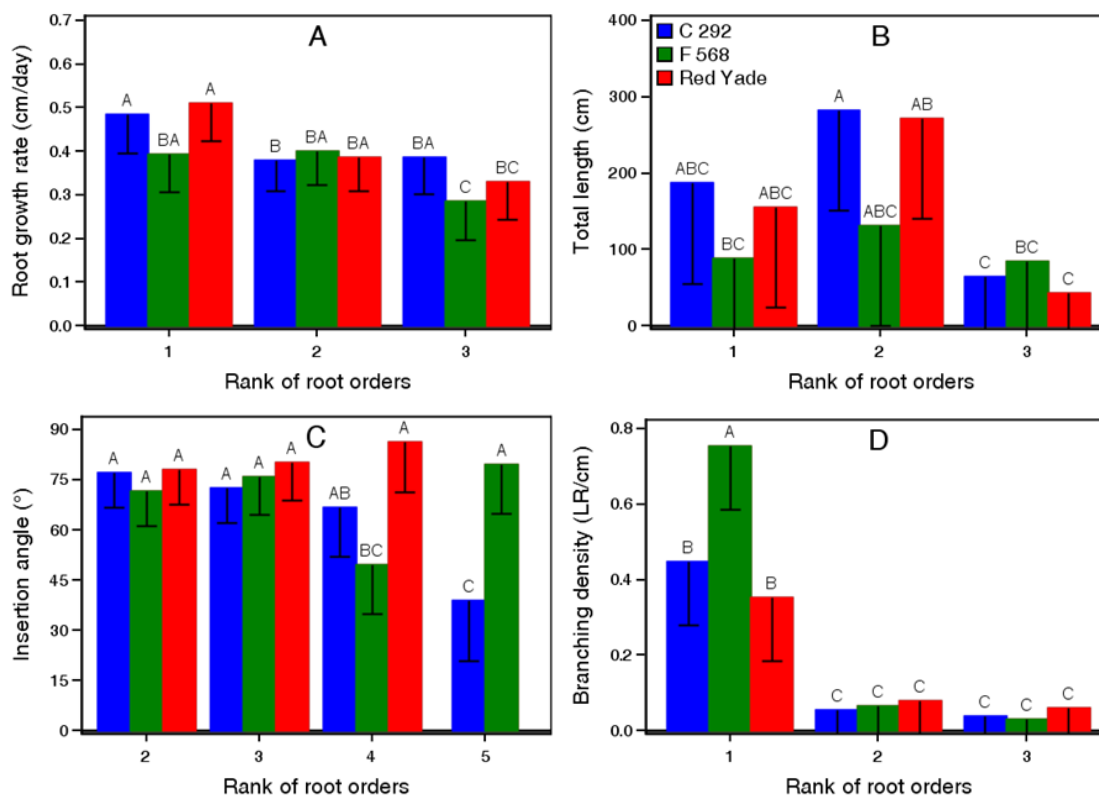
The most striking difference between genotypes related to the branching densities of the primary roots of F568 that were 30% higher compared to the other genotypes. Considering that the same primary roots had also a smaller growth rate, this would indicate that F568 was allocating

relatively more assimilates to the formation of first order lateral roots and less to the growth the primary root, compared to the other genotypes. As branching leads to an increased number of meristems, this effect may have contributed to increase the root biomass of F568, especially during the young stages where primary root diameters are still small. With a relatively higher proportion of branches which often grow more tortuous, F568 might have had more roots growing in the substrate, as suggested above. The large branching densities of F568 would also be consistent with the above hypothesis that F568 would produce thicker roots, as was suggested in prior studies with several *Musa* genotypes (Draye, 2002).

Table 5.7: Variance analysis (P-value) on root morphology

Source	NDF	TLR (cm)	RP (%)	GR (cm.day ⁻¹)	ILR (°)	RBD (#.cm ⁻¹)
Genotype (G)	2	0.5141	0.9966	0.2922	0.0176	0.0013
Rank of roots (RR)	3	0.0040	<.0001	0.0006	0.1217	<.0001
G x RR	6	0.4941	0.8951	0.0223	0.0052	0.0158

Root proportion (RP, %); total length of roots (TLR, cm), ratio of growth (GR, cm.day⁻¹); insertion angle of lateral roots (ILR, °), root branch density (RBD, #.cm⁻¹). p>0.05 = not significant, P≤0.05 = significant. For more details, see the parameters presented in table 5.6. Total length of roots (TLR, orders < 4), root proportion (RP, order < 5), growth rate (GR, orders < 3), insertion angle of lateral roots (ILR, orders < 6), root branching density (RBD, for orders < 4).



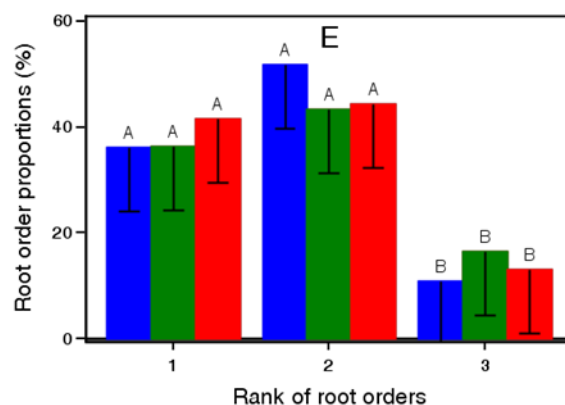


Figure 5.4 Genotypic values ($\pm$ SEM) of morphological root traits as a function of root order and genotype, at the end of experiment.

Blue: C292; green: F568; red: Red Yade. For more details, see the parameters presented in table 5.6.

It is tempting to relate the superior root biomass of F568 reported in the previous section with its higher field performance under low soil fertility or water deficit (see Chapter 4). To verify this functional relation, we tried to relate different indicators of spatial root distribution in the rhizotrons with the leaf area duration, taken as a proxy of light interception and photosynthetic potential (Figure 5.5). It appeared that the root length density, relative distance and area of soil explored all increased with increasing photosynthetic potential. The interpretation of this relationship is complex, however. Indeed, an increased root length density and volume of soil explored can support increased transpiration and photosynthesis, but an increased photosynthetic activity can support increased root growth. The relationships on figure 5.5 seem therefore to reflect a simple “vigor” effect and F568 does not seem to behave differently from the other genotypes in this respect.

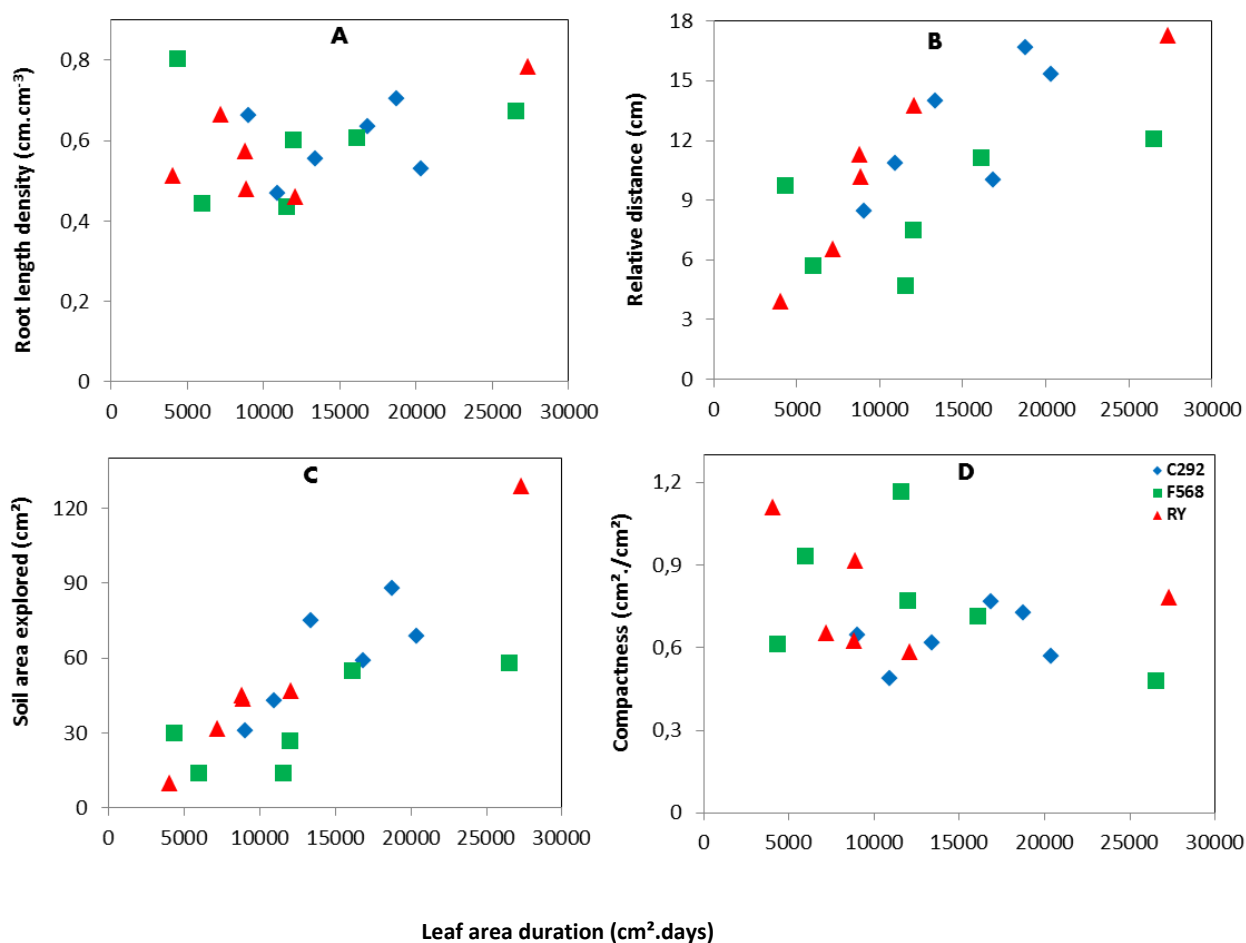


Figure 5.5. Relationships between spatial root distribution and cumulated daily leaf area.

Indicators of root distribution were computed over a 5-cm square grid. Relative Distance is the sum of the root length density weighted by the distance to the plant base (see text). Soil area explored is the area of the rhizotron containing roots, and compactness is the ratio of soil area explored to the area of the rectangle surrounding the whole root system (see text). Blue: C292; green: F568; red: Red Yade.

Correlations between shoot and root traits by genotypes are plotted in Annexes 5.1.

5.4. CONCLUSION

This study aimed at the characterisation of root growth and morphology of new plantain hybrids, with reference to their grand-mother landrace. Three major conclusions can be drawn from the experimental results.

There were very interesting differences between the three genotypes and our approach based on growth and developmental traits allowed to speculate on the mechanisms underlying these differences. As in the previous chapter, the comparison between F568 and the two other genotypes was the most informative. F568 displayed two particular behaviors that both related to the allocation of assimilates between organs. At the plant scale, F568 seemed to slightly offset the number of new leaves during the whole experiment, potentially at the benefit of an earlier root mass. At the root system level, F568 seemed to maintain higher priority on the formation of first order laterals, at the cost of a reduced elongation of the primary root.

It was tempting to relate the higher root:shoot ratio and branching densities of F568 to its superior resistance to water deficit and low soil fertility, as observed in field trials (Chapter 4). The experiment did not allow to link the behavior of F568 to particular aspects of root distribution in the soil, which appeared to depend essentially on plant vigor and not on the genotype. However, the impact of the modified shoot architecture on the demand of the plant for soil resources was not considered here.

While relating the present results with those of Chapter 4, it must be reminded that this experiment was performed on seedlings and in artificial conditions, which contrasted with the field trials of Chapter 4. In particular, plant and root growth were severely reduced in the rhizotrons, for unexplained reasons. Also, the number of standing leaves of F568 here was the lowest, while it was the highest in field trials. Any conclusion attempting to link the two experiments should therefore be taken with caution.

Finally, complementing previous chapters, this experiment also demonstrates that there is ample genetic variability for several root

traits in the material used for the construction of these plantains hybrids. In particular, the differences between the two hybrids suggest that important allocation patterns segregated during the breeding crosses. This point will be the focus of the next chapter.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the PIC-Cameroun project (Coopération Universitaire au Développement, Communauté Française de Belgique) and by a PhD fellowship from the Université catholique de Louvain. The authors wish to thank Dr. S. Ricci for fruitful discussions on the methods, Dr. G. Lobet for his technical support and Mr. W. Nguéack for his help with data collection.

REFERENCES

- Araya, M., and Blanco F. (2001). Changes in the stratification and spatial distribution of the banana (*Musa* AA cv Grand Naine) root system of poor, regular, and good developed plants. *J. Plant Nutr.* 24, 1679–1693.
- Blanc, D. (1987). *Les cultures hors sol* (INRA, Paris) 410 p.
- Blomme, G. (2000). The interdependence of root and shoot development in banana (*Musa* spp.) under field conditions and the influence of different biophysical factors on this relationship. Katholieke Universiteit Leuven 183 p.
- Blomme, G., Draye, X., Rufuikiri, G., Declerck, S., De Waele, D., Tenkouano, A., and Swennen, R. (1999). Progress in understanding the roots of *Musa* spp. In *Networking Banana and Plantain: INIBAP Annual Report 1999.*, (INIBAP, Montpellier, France), pp. 14–19.
- Blomme, G., and Swennen, R. (2006). La croissance du système racinaire et aérien du bananier (*Musa* spp.) dans deux écosystèmes du Nigeria. *Front. A J. Women Stud.* 15, 215–218.
- Blomme, G., Teugels, K., Blanckaert, I., Sebuwufu, G., and Swennen, R. (2003). Methodologies for root system assessment in bananas and plantains (*Musa* spp). In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management. Proceeding of an International Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003*, D.W. Turner, and F.E. Rosales, eds. (INIBAP, Montpellier, France), pp. 43–57.
- Blomme, G., Swennen, R., Soka, G.-E., Uryagyenda, F.-L. and, and Tenkouano, A. (2008). Relationship between root and shoot growth traits during the plant crop and first ratoon in banana and plantain (*Musa* spp.) and its implications for perennial cultivation on degraded Ultisols in south-eastern Nigeria. *J. Appl. Biosci.* 8, 309–322.
- Brouwer, R. and De Wit, C.T. (1969). A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In *Root Growth.*, (Butterworths, London), pp. 224–244.
- Brouwer, R. (1966). Root growth of grasses and cereals. In *The Growth of Cereals and Grasses*, J.D. Milthorpe, and Ivins, ed. (Butterworths, London), pp. 153–166.
- Busch, J., Mendelssohn, I.A., Lorenzen, B., Brix, H., and Miao, S. (2006). A rhizotron to study root growth under flooded conditions tested with two wetland Cyperaceae. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 201, 429–439.
- De-Langhe, E., Swennen, R., and Wilson, G.F. (1983). Aspects hormonaux du rejettage des bananiers plantains. *Fruits* 38, 318–325.
- Draye, X. (2002). Consequences of root growth kinetics and vascular structure on the distribution of lateral roots. *Plant, Cell Environ.* 25, 1463–1474.

- Draye, X., Lecompte, F., and Pagès, L. (2003). Distribution of banana roots in time and space: new tools for an old science. In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management*. Proceedings of an International Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003, F.E. Turner, D.W. and Rosales, ed. pp. 58–74.
- Ganry, J. (1973). Etude du developpement du systeme foliaire du bananier en fonction de la temperature. *Fruits* 28, 499–516.
- Gousseland, J. (1983). Etude de l'enracinement et de l'émission racinaire du bananier "Giant Cavendish" (*Musa acuminata* AAA, sous-groupe Cavendish) dans les andosols de la Guadeloupe. *Fruits* 38, 611–623.
- Hewitt, E.J.F. (1966). *Sand and Water Culture Methods Used in the Study of Plant Nutrition* (Farnham Royal, England: Commonwealth Agricultural Bureaux) 537 p.
- Kablan, A.L. (2006). Impact of silica on the susceptibility of banana plants (*Musa acuminata*) to *Fusarium* wilt. *Université catholique de Louvain* 26 p.
- Klepper, B., and Kaspar, T.C. (1994). Rhizotrons: their development and use in agricultural research. *Agron. J.* 86, 745–753.
- Kwa, M. (2003). Activation de bourgeons latents et utilisation de fragments de tige du bananier pour la propagation en masse de plants en conditions horticoles in vivo. *Fruits (Paris)* 58, 315–328.
- Lahav, E., and Turner, D.W. (1989). *Banana Nutrition* (IPI-Bulletin 7) (International Potash Institute, Bern, Switzerland).
- Lassoudière, A. (1971). La croissance des racines du bananier. *Fruits* 26, 501–512.
- Lassoudière, A. (1978). Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier Poyo en Côte d'Ivoire. *Fruits* 33, 293–338.
- Lassoudière, A. (2007). *Le bananier et sa culture* (Paris, France) 383 p.
- Lassoudière, A. (2012). *Le bananier, Un siècle d'innovations techniques* 376 p.
- Lecompte, F. (2002). Mise en place de l'architecture racinaire du bananier dans un andosol: effets des contraintes physiques liées au compactage. *Paris-Grignon* 111 p.
- Lecompte, F., Ozier-lafontaine, H., and Pagès, L. (2001). The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant Soil* 236, 19–31.
- Lecompte, F., and Pagès, L. (2007). Apical diameter and branching density affect lateral root elongation rates in banana. *Environ. Exp. Bot.* 59, 243–251.
- Lecompte, F., Vaucelle, A., Pagès, L., and Ozier-Lafontaine, H. (2002). Number, Position, Diameter and Initial Direction of Growth of Primary Roots in *Musa*. *Ann. Bot.* 90, 43–51.
- Lobet, G. (2012). Regulation of water flow in the soil-root domain: New tools and methods. *Université Catholique de Louvain* 240 p.

- Lobet, G., Pagès, L., and Draye, X. (2011). A novel image-analysis toolbox enabling quantitative analysis of root system architecture. *Plant Physiol.* 157, 29–39.
- Lobet, G. (2008). Observation de la dynamique de prélèvement de l'eau chez le maïs à l'aide d'imagerie par transmission lumineuse. Université Catholique de Louvain, Belgique 90 p.
- Lynch, J. (1995). Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiol.* 109, 7–13.
- Martinez Garnica, A. (1997). Mineral nutrient deficiency in plantain: symptoms and disorders under experimental and field conditions. *Hohenheim Trop. Agric. Ser.* 47–63.
- Martin-Prével, P. (1987). Banana. In *Plant Analysis as a Guide to the Nutrient Requirements of Temperate and Tropical Crops*, P. Martin-Prével, J. Gagnard, and P. Gautier, eds. (Paris: Lavoisier), pp. 637–670.
- Mayeki, J.P., Ndong Biyo'o, M., Ngnigone Ella, C., Molouba, F., Demikoyo, D., Mibemu, S., and Effa Effa, B. (2010). Influence de la composition des substrats sur le sevrage des vivoplants de plantains (*Musa* sp). *ScienceSud* 1–16.
- McMichael, B. L. and Burke, J.J. (1998). Soil temperature and root growth. *HortScience* 33, 947–950.
- Nagel, K.A., Putz, A., Gilmer, F., Heinz, K., Fischbach, A., Pfeifer, J., Faget, M., Blossfeld, S., Ernst, M., Dimaki, C., et al. (2012). GROWSCREEN-Rhizo is a novel phenotyping robot enabling simultaneous measurements of root and shoot growth for plants grown in soil-filled rhizotrons. *Funct. Plant Biol.* 39, 891–904.
- Obiefuna, T.O.C. and Ndubizu, J.C. (1979). Estimating leaf area of plantain. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 11, 31–36.
- Pagès, L. (2002). Modeling Root System Architecture. In *Plant Roots: The Hidden Half* 3rd, Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi, eds. (New York: Marcel dekker), pp. 359–382.
- Pillay, M., and Tripathi, L. (2007). Banana Breeding. In *Breeding Major Staples*, E. Kang, M.S., Priyadarshan, P.M., ed. (New York, USA: Blackwell Science), pp. 393–428.
- Price, N.S. (1995). Banana morphology: roots and rhizomes. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. pp. 179 – 189.
- Ravi, I., Uma, S., Vaganan, M.M., and Mustaffa, M.M. (2013). Phenotyping bananas for drought resistance. *Front. Physiol.* 4, 1–15.
- Riopel, J. L. and Steeves, T.A. (1964). Studies on the root of *Musa acuminata* cv Gros Michel: I. The anatomy and development of mains roots. *Ann. Bot.* 28, 475–495.
- SAS Institute Inc. (2010). SAS OnlineDoc® 9.2 (Cary NC: SAS Institute).

- Schaffer, B., Searle, C., Whiley, A. W., Nissen, R.J. (1996). Effects of atmospheric CO₂ enrichment and root restriction of leaf gas exchange and growth of banana (*Musa*). *Physiol. Plant.* 97, 685–693.
- Squire, G.R. (1993). The leaf canopy and root system. In *The Physiology of Tropical Crop Production*, (C. A. B. International), pp. 33–70.
- Tomekpe, K., Kwa, M., Dzomeku, B.M., and Ganry, J. (2011). CARBAP and innovation on the plantain banana in Western and Central Africa. *Int. J. Agric. Sustain.* 9, 264–273.
- Tomekpe, K., and Sodom, L. (2011). Development of Dwarf Plantain Hybrids with Resistance to Black Leaf Streak and High Yield: Lessons Learnt and outlooks [Abstract]. In *ISHS/ProMusa Symposium Bananas and Plantains: Toward Sustainable Global Production and Improved Uses: Bahia Othon Palace Hotel, Salvador, Bahia, Brazil*, pp. 10–14.
- Turner, D.W. (2003). Bananas-response to temperature. *Agric. Aust. Ag Fact.* 1–3.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1983). The Growth of Banana Plants in Relation to Temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 43–53.
- Turner, D.W. (1994). Bananas and Plantains. In *Environnemental Physiology of Fruit Crops*, B. Schaffer and C. Anderson, ed. (CRC, Press, Boca Raton, Florida: Sub Tropical and Tropical Crops), pp. 37–64.

Les résultats du chapitre 5 suggèrent qu'une partie des différences observées au champ puissent être le résultat de particularités au niveau racinaire. Etant données les difficultés d'observation de l'architecture racinaire, et le faible niveau de technicité disponible en station, nous avons mis au point un dispositif expérimental permettant d'évaluer rapidement des paramètres importants de l'architecture et de la croissance. Cette étude de type « *proof-of-concept* » a été réalisée dans le contexte général de l'amélioration génétique du bananier plantain, tenant en compte le débit de mesure requis pour l'analyse d'un grand nombre de géotypes.

CHAPTER 6

A SIMPLE METHOD TO ESTIMATE ROOT TRAITS IN SOIL-GROWN PLANTAINS – APPLICATION TO THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN A SEGREGATING POPULATION OF DWARF PLANTAINS

L. Sadow Mboula ^{1,2}, K. Tomekpe ³, X. Draye ¹

¹ Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Croix du Sud L7.05.11, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

² Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains (CARBAP), PO Box 832, Douala, Cameroon

³ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97 130 Capesterre-Belle-Eau Guadeloupe (French West Indies)

Adapted from Comm. Appl. Biol. Sci, Ghent University, 78/1 pp. 221-226, 2013.

www.nsabs2013.ugent.be.

ABSTRACT

Plantain (*Musa* spp., genome AAB) is a staple food in west and central Africa. As important underground biotic and abiotic constraints limit its production, breeders have embarked into the evaluation of the genetic potential of germplasm to improve stress resistance. Root growth and morphology are thought to be important elements of stress resistance, yet remain amongst the most difficult traits to assess in a breeding programme. The goal of this study was to develop a simple and low-cost phenotyping system that could be amenable to a reasonable throughput.

As a proof of concept, the system was tested on the progeny of crosses involving wild bananas and dwarf plantains to estimate the general and specific combining abilities for the different root traits. A wide range of variation was observed between lines for all traits. We observed highly significant differences for the leaf area increase and for the number of root axes, which could reflect the structural relation between the production of leaves and roots. Broad-sense heritabilities (H^2) were above 40% for all traits which showed significant differences between lines. Narrow-sense heritabilities (h^2) were negligible for most shoot traits but reached higher values for all root traits. The root growth rate was negatively related to the initial leaf area, suggesting that assimilates are allocated in priority to the production of new leaves and roots. The experiment supported the existence of significant genotypic and/or additive variation for root growth and morphology in the plantain germplasm and suggests that root traits should be amenable to selection.

Keywords: *Musa* spp., rhizotrons, root growth, root system architecture, heritability.

6.1. INTRODUCTION

Bananas and plantains are important food crops widely grown throughout the tropical regions (Thomas *et al.*, 1998). Plantain is a major staple food in West and Central Africa where its production is estimated at approximately 8 million tons.yr⁻¹ (Tomekpe *et al.*, 2011). Lodging and drought are major constraints to the productivity of almost all plantain cultivars and their improved hybrids. Both are exacerbated in plantains due to their intrinsically superficial root systems (Draye *et al.*, 2003, Turner *et al.*, 2007). In addition, several conditions such as mechanical impedance, suboptimal temperatures, anoxia and soil acidity contribute to weaken the plantain root system further and increase the prevalence of those constraints. Despite this, root system improvement in plantains has largely been neglected (Blomme, 2000).

The importance of root architecture in resource capture stems from the fact that many soil resources are unevenly distributed, or are subject to localized depletion, so that the spatial deployment of the root system will in large measure determine the ability of a plant to exploit those resources (Lynch, 1995). The banana root system follows the typical organization of monocotyledons and consists of adventitious primary axes arising from the corm (Esau, 1965; Price, 1995). Mathematical models of plantain root architecture have been derived and can serve as a basis for its quantitative and synthetic description (Draye *et al.*, 2003; Lecompte *et al.*, 2001). The use of these models have suggested that, growth, diameter, direction and branching are key parameters determining both soil exploration and mechanical anchorage (Pagès, 2002)

A wide range of approaches have been used to analyse root system architecture: complete root system excavation, core sampling (Blomme, 2000), sector sampling (Araya and Blanco F., 2001), trench profiles and rhizotrons (Lassoudière, 1978). These *in situ* methods require separation of roots from the soil and are, therefore, time consuming and destructive. Hydroponics and aeroponics systems are more tractable and accurate but (i) rely on highly artificial environments, (ii) mask the

three-dimensional nature of the root system and (iii) can only be used with relatively young plants.

With the increasing pressure of abiotic constraints, the breeding programs of African Research Centre on Banana and Plantain (CARBAP, Cameroun) have embarked in the development of robust and resistant dwarf plantain hybrids (Tomekpe and Sadow, 2011). In particular, crosses involving wild bananas and dwarf plantains were performed to estimate the general and specific combining abilities for the different resistance traits.

The aim of this study was to develop a small rhizotron system to estimate the main root architectural parameters and to exploit the available genetic material to estimate the heritability of root traits and the potential for further improvement of the root system architecture of plantains.

6.2. MATERIALS AND METHODS

6.2.1. Genetic material

A population deriving from dwarf euploid tetraploid hybrids (AAAB) (CRBP 753 and CRBP 776) crossed with improved diploid *acuminata* (DS 11, DS 26, DP 192 and M 53) was used in the experiments. The number of lines in the population was as follows: CRBP 753 x DS 11 (17 lines), CRBP 753 x DP 192 (2 lines), CRBP 753 x M 53 (1 line), CRBP 776 x DS 11 (9 lines), CRBP 776 x DP 192 (6 lines) and CRBP 776 x DS 26 (2 lines). Analyses by flow cytometry (carried out at CIRAD) confirmed that all the offspring of these two populations are triploids, predominantly *acuminta* (AAA or AAB).

6.2.2. Experimental system

The experimentation took place at Njombé (Cameroon) in a shaded area from 04 October to 06 December 2011. The substrate was a mixture of volcanic soil and coffee parch in a ratio 2:3, oven-sterilized for 24 hours. Vigorous suckers were uprooted in the field, washed and freed of root necrotic parts and were used to produce experimental plants according

to the PIF technique (Kwa, 2003). Plants with at least one leaf emitted were weaned two months later. They were cleared of all roots and transplanted into transparent pots (cylindric rhizotrons) allowing the observation of roots growing at the pot surface. The pots had a maximum radius of 8 cm and a height of 16 cm. Plants were disposed and arranged on a square grid with a 0.5 m spacing. The experimental layout was a completely randomized design with four replicates per line. Pots were watered three times a week and were fertilized as follows: ammonium sulphate (2 g per plant, week 1 and 2), urea (1 g per plant, week 3) and NPK (20-10-10: 2.5 g per plant, week 4 and 5).

6.2.3. Shoot and root measurements

The following measurements were obtained on the shoot of each plant, at day 0, 36 and 62: pseudostem height (PH_t , cm), pseudostem girth at soil level (PG_t , cm), total number of new leaves (NNL_t), number of dead leaves (NDL_t), number of standing leaves (NSL_t), petiole length (PL_t), distance between inter-node (DIN_t). Measurements of leaf length (Lf_i , cm) and width (lf_i , cm) were used to estimate the leaf area of individual leaf (LA_i , m^2) following Obiefuna et al. (1979).

At day 62, impacts of roots on the pot surface were marked with a pencil and all plants were harvested. The angle (AGL, degree) of adventitious root axes was derived from the position of the root impact on the pot surface and assuming that the plant was centered in the pot (Figure 6.1). Roots were washed on a large sieve to facilitate the removal of soil particles. The following measurements were carried out: total number of adventitious root axes (NRA), length of the five longest adventitious root axes (LRA, cm), diameter of the longest adventitious root axis measured at 1 cm from the apex with a caliper (DRA, cm). The growth rate of adventitious root axes (GRA, cm/day) was determined as described (Lecompte et al., 2001). A branched adventitious root with a long apical unbranched zone was then laid on a blue surface, scanned and the resulting image was used to estimate the length and branch position of individual laterals (LRL, cm) using the ImageJ software. Shoot and root dry mass (MS, gr) were determined after drying at 105°C during 24 hours.

Daily temperature (Temp, °C), relative humidity (RH, %), rainfall (Rainfall, mm) and daily global radiation (RgI, KJ/m²) were recorded throughout the experiment by a weather station located next the experimental area.

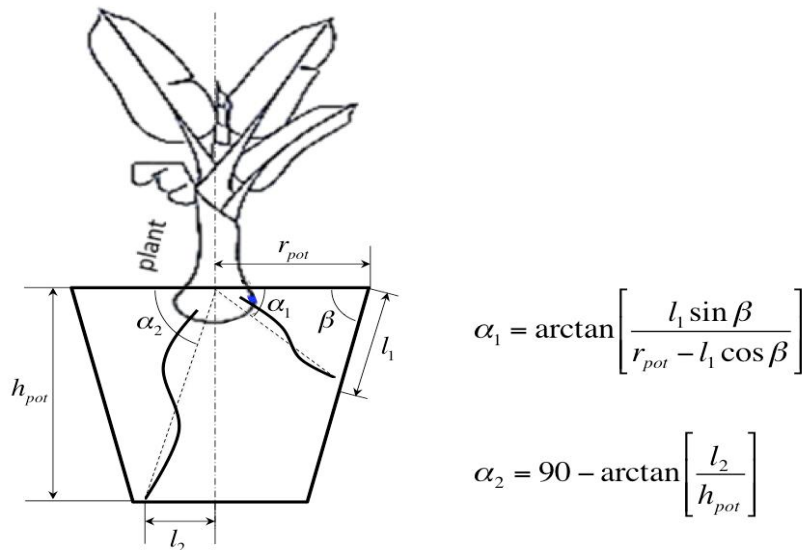


Figure 6.1. Method used to compute growing angles for root impacts.

Root impacts on the side (1) and bottom (2) of the pot. Symbols as follows: h_{pot} (height of pot), l_1 (distance root impact – top of the pot), r_{pot} (top radius of pot), l_2 (distance root impact – pot axis), α_1 (root angle to the horizontal).

6.2.4. Quantifying heritability

Heritability, the ratio of genotypic to phenotypic variances, is a concept that summarizes how much of the variation in a trait is due to genetic variation. Broad-sense heritability (H^2) relies on the total genetic variance, while narrow-sense heritability (h^2) uses the additive component of the genetic variance. Narrow-sense heritability refers to the resemblance between parents and their offspring (Falconer and Mackay, 1996). High narrow-sense heritability implies a strong resemblance between parents and offspring with regard to a specific trait, while low heritability implies a low level of resemblance (Wray and Visscher, 2008).

Following the classical decomposition of the phenotypic value (P) as the sum of a genotypic value (G) and a deviation caused by environment (E), the variance of the observable phenotypes (σ_P^2) can be expressed as a

sum of unobserved underlying variances (Visscher et al., 2008), such that:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 \text{ (genetic and environmental variance)}$$

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 \text{ (additive and dominance variance)}$$

Following the same model, the genetic variance σ_G^2 is partitioned into the variance of additive genetic effects (σ_A^2), of dominance (interactions between alleles at the same locus) effects (σ_D^2), and of epistatic (interactions between alleles at different loci) effects (σ_I^2).

Heritabilities are then computed as:

$$H^2 = \sigma_G^2 / \sigma_P^2$$

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_P^2$$

The analysis of variance (ANOVA) was originally invented by R.A. Fisher to allow the estimation of these variance components.

6.2.5. Statistical analysis

Data were analyzed using the SAS statistical package (version 9.3, MIXED procedure) and considering the following random model:

$$Y_{ij} = \mu + l_i + e_{ij}$$

where Y_{ij} is the individual phenotypic value, μ is the population mean, l_i is the random effect of line i and e_{ij} is the experimental error which includes the within line effect, the residual (variables non included in the model) and the pure error (random variation between plants of the same line). Estimates of variance parameters σ_G^2 and σ_E^2 were used to compute the broad sense heritability $H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \frac{\sigma_E^2}{n}}$ where n is the number

of replicates per line (in principle, $n = 4$). For those variables that were measured on several entities of the same plant, a covariance parameter

between residuals of the same plant was included in the model and a corresponding value of n was used. H^2 was thus estimated on all lines.

A subset of the data comprised of lines derived from DS 11 and DP 192 was found to constitute a diallel cross scheme (although the initial scheme did not aim at a diallel). This subset was analysed with the model:

$$Y_{ijkl} = \mu + f_i + m_j + fm_{ij} + l_{k(ij)} + e_{ijkl}$$

where f_i is the random effect of the female parent (753 or 776), m_i is the random effect of the male parent (DS 11 or DP 192), fm_{ij} is a random gene interaction effect, $l_{k(ij)}$ is the line effect (nested under the cross) and e_{ijkl} is the experimental error which includes the within line effect, the residual (variables non included in the model) and the pure error (random variation between plants of the same line). In a first approximation, we considered that the solutions for the male and female parents could be used to estimate their respective general combining ability (Falconer and Mackay, 1996). We then used their estimated variance to evaluate narrow sense trait heritabilities using

$$h^2 = \sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \frac{\sigma_G^2}{14.5} + \frac{\sigma_E^2}{59})$$

$$h^2 = \sigma_m^2 / (\sigma_m^2 + \frac{\sigma_G^2}{14.5} + \frac{\sigma_E^2}{59})$$

Where σ_f^2 and σ_m^2 are respectively the variances of female and male parents. 14.5 represents the average number of lines per parent (female or male) and 59 is the average number of plants per parent (female or male). These are to be considered as raw approximations, however, since the design was largely unbalanced.

6.3. RESULTS AND DISCUSSION

6.3.1. Genotypic variability and heritability

A wide range of variation was observed between lines for all traits (Table 6.1). The range was considerably smaller for root traits (from less than 3 to 6 times) than it was for shoot traits (up to 40 times). This could be partly explained by the existence of initial variation for leaf area (just bordering significance), while initial root system differences were largely reduced by the transplanting.

Highly significant differences in leaf area increase were observed. They were most likely due to differences in the number of leaves as the largest leaf was not different among lines. Interestingly, the number of root axes was also highly significant, and this could relate to the structural relation between the production of leaves and roots (Kwa, 1993). Other root traits were only significant, with the exception of the root axis growth rate and lateral root length that were not significant.

Table 6.1. Range of genotypic variation (line means).

Significance of the line factor and estimates of broad-sense and narrow-sense heritabilities for the most important traits (some traits are not reported). Note that broad- and narrow-sense heritabilities were estimated on different population samples.

Trait	Range	Pr < F	H²	~h²
Shoot dry mass [g]	6.8-23.9	0.0099	0.48	<0.51
Initial leaf area [cm²]	25-900	0.06	0.37	0.00
Final leaf area [cm²]	50-2400	0.03	0.40	0.00
Largest leaf area [cm²]	200-800	0.13	0.10	0.00
Leaf area increase	1.4-47.2	<0.0001	0.76	0.00
Final number of leaves	3.0-7.3	<0.0001	0.68	0.00
Root dry mass [g]	0.9-4.5	0.07	0.30	<0.46
Number of root axes	3-18	0.0004	0.61	<0.25
Root axis diameter [cm]	0.13-0.44	0.02	0.46	<0.86
Root axis growth [cm/day]	0.5-3.2	0.08	0.31	<0.70
Root axis angle [°]	21.5-49.7	0.021	0.43	<0.85
Lateral root length [cm]	2.4-7.0	0.05	0.33	<0.08

Broad-sense heritabilities were above 40% for all traits which showed significant differences between lines. Interestingly, narrow-sense heritabilities were null for most shoot traits (that were the most variable) and higher for all root traits. This would suggest that the variability for combining abilities was blurred by confounding effects that generated spurious genotypic differences between lines.

6.3.2. Correlation among traits

We therefore tested whether the effect of initial plant size could contribute to differences between lines by considering its correlation with growth and size parameters (Figure 6.2). Weak correlations were found between the initial leaf area and most traits, showing a tendency for lines with larger initial leaf area to produce more and larger roots, longer lateral roots and a larger final leaf area. Surprisingly, the root growth rate was negatively related to the initial leaf area, suggesting that assimilates are allocated in priority to the production of leaves and roots. Since initial leaf area promotes light interception, assimilate production and leaf production, the correlations between the same growth traits and the integrated light interception were stronger than with the initial leaf area. These correlations therefore support the hypothesis that genotypic differences were confounded by effects of initial leaf area (through a positive feedback on assimilate production) and question the values of broad-sense heritabilities.

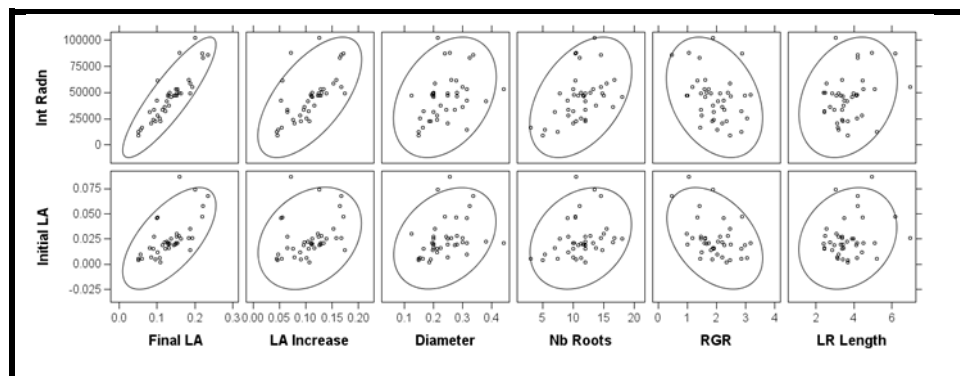


Figure 6.2. Illustration of the dependency of key traits (line means).

Dependency of key traits (line means) on the intercepted radiation and initial plant size (here, leaf area).

Leaf area (LA, m^2), diameter of the longest adventitious root (Diameter, cm), total number of adventitious root axes (Nb roots), LR length (length of lateral roots, cm), int Rdn (global radiation, KJ/m^2), Growth rate of adventitious root axes (RGR, cm/day)

6.4. CONCLUSION

Using a novel experimental system that can be used in field conditions, we have evaluated the detailed root and shoot architecture of nearly 160 2-month old plants from 39 novel plantain hybrids. The experiment demonstrated the existence of significant genotypic and/or additive variation for most traits investigated and suggests that root traits should be amenable to selection. Confounding effects of initial leaf area on shoot architecture precluded the estimation of additive variation for corresponding traits. This study therefore highlights the importance of adjusting initial plant size for this type of design and traits.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the PIC-Cameroun project (Coopération Universitaire au Développement, Communauté Française de Belgique) and by a PhD fellowship from the Université Catholique de Louvain to LSM.

REFERENCES

- Araya, M., and Blanco F. (2001). Changes in the stratification and spatial distribution of the banana (*Musa* AA cv Grand Naine) root system of poor, regular, and good developed plants. *J. Plant Nutr.* 24, 1679–1693.
- Blomme, G. (2000). The interdependance of root and shoot development in banana (*Musa* spp.) under field conditions and the influence of different biophysical factors on this relationship. Katholieke Universiteit Leuven 183 p.
- Draye, X., Lecompte, F., and Pagès, L. (2003). Distribution of banana roots in time and space: new tools for an old science. In *Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management*. Proceedings of an International Symposium Held in San José, Costa Rica, 3-5 November 2003, F.E. Turner, D.W. and Rosales, ed. pp. 58–74.
- Esau, K. (1965). *Plant Anatomy* (New York: McGraw-Hill).
- Falconer, D.S. and Mackay, T.E.. (1996). *Introduction to quantitative Genetics* (New York: Ronald Press Co) 480 p.
- Kwa, M. (1993). Architecture, morphogenèse et anatomie de quelques cultivars de bananiers. Université de Montpellier II 286 p.
- Kwa, M. (2003). Activation de bourgeons latents et utilisation de fragments de tige du bananier pour la propagation en masse de plants en conditions horticoles in vivo. *Fruits* (Paris) 58, 315–328.
- Lassoudière, A. (1978). Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier Poyo en Côte d'Ivoire. *Fruits* 33, 293–338.
- Lecompte, F., Ozier-lafontaine, H., and Pagès, L. (2001). The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant Soil* 236, 19–31.
- Lynch, J. (1995). Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiol.* 109, 7–13.
- Obiefuna, T.O.C. and Ndubizu, J.C. (1979). Estimating leaf area of plantain. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 11, 31–36.
- Pagès, L. (2002). Modeling Root System Architecture. In *Plant Roots: The Hidden Half* 3rd, Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi, eds. (New York: Marcel dekker), pp. 359–382.
- Price, N.S. (1995). Banana morphology – part I: roots and rhizomes. In *Bananas and Plantains*, Gowen, S., ed. (London, United Kingdom: Chapman & Hall), pp. 179–189.
- Thomas, D.S., Turner, D.W., and Eamus, D. (1998). Independent effects of the environment on the leaf gas exchange of three banana (*Musa* sp.) cultivars of different genomic constitution. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 75, 41–57.
- Tomekpe, K., Kwa, M., Dzomeku, B.M., and Ganry, J. (2011). CARBAP and innovation on the plantain banana in Western and Central Africa. *Int. J. Agric. Sustain.* 9, 264–273.
- Tomekpe, K., and Sadom, L. (2011). Development of Dwarf Plantain Hybrids with Resistance to Black Leaf Streak and High Yield: Lessons Learnt and outlooks

**CHAPTER 6 - A SIMPLE METHOD TO ESTIMATE ROOT TRAITS IN SOIL-GROWN
PLANTAINS - APPLICATION TO THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN A
SEGREGATING POPULATION OF DWARF PLANTAINS**

- [Abstract]. In ISHS/ProMusa Symposium Bananas and Plantains: Toward Sustainable Global Production and Improved Uses: Bahia Othon Palace Hotel, Salvador, Bahia, Brazil, pp. 10–14.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Visscher, P.M., Hill, G.W., and Wray, N.R. (2008). Heritability in the genomics era-concepts and misconceptions. *Nat. Publ. Gr.* 9, 255–266.
- Wray, N., and Visscher, P. (2008). Estimating trait heritability. *Nat. Educ.* 1, 29.

DISCUSSION GÉNÉRALE, PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette thèse était d'évaluer deux nouveaux hybrides de plantains récemment développés par le Centre Africain de Recherche sur Bananiers et Plantains sous les contraintes (maladie des raies noires, sécheresse, faible fertilité et disponibilité en eau des sols) les plus courantes de la production des plantains rencontrées en zones péri-urbaines au Cameroun.

Pour répondre à cet objectif général, nous avons suivi une approche écophysiologique organisée autour de cinq chapitres expérimentaux. Les différents résultats expérimentaux ainsi que la discussion ont été abordés séparément dans les chapitres précédents. Dans la présente section, nous allons mettre en relation ces différents résultats afin de discuter de la cohérence des progrès atteints, des principales limites et proposer quelques pistes pour la réalisation des travaux futures.

AVANCÉES

Expérimentations en milieux réels

Plusieurs hybrides de plantains dont ceux évalués dans cette thèse ont été développés au CARBAP (Tomekpe, 2003; Tomekpe et al., 1998). En vue d'évaluer leur potentiel agronomique dans les conditions optimales du site de Njombé, deux hybrides de plantains (C292 et F568) et leur parent local (Red Yade) ont été testés sous la pression de la maladie des raies noires (MRN) causée par *Mycosphaerella fijiensis* dans les conditions non traitées. La présence de la MRN dans cette localité est favorisée par les conditions environnementales optimales favorisant le développement du pathogène. Les résultats présentés ci-après ont montré que ces trois géotypes ont un comportement très différent en ce qui concerne la résistance où la susceptibilité à la MRN.

L'hybride F568 a affiché une meilleure résistance à la MRN ce qui pourrait se traduire par le blocage des symptômes dès les premiers stades de la maladie empêchant de ce fait la sporulation (Mourichon et al., 1997; Mourichon, 1995). Cette résistance serait attribuable à la très faible progression de la maladie et soutenue par un taux élevé de

l'indice de feuilles non nécrosés (IFNN, 84%). Le comportement particulier de F568 montre que la senescence de ces feuilles est d'ordre naturel et non induite par la MRN. Comparativement à F568, la progression des symptômes de la MRN chez C292 était certes lente mais au final, presque toutes les feuilles étaient attaquées au stade récolte (IFNN, 54%). A l'opposé, Red Yade a manifesté dès les stades foliaires précoces une forte susceptibilité à la MRN. Cohan et al. (2003); Noupadja and Tomekpe (2000); Noupadja et al. (2007) avaient rapporté des observations similaires concernant les hybrides et cultivars de plantains dans les conditions de Njombé.

L'évaluation de ces génotypes à la MRN a montré qu'ils peuvent être classés dans la catégorie des bananiers sensibles "S" en ce qui concerne les phénotypes Red Yade et C292 (interaction compatible avec l'agent pathogène) alors que F568 appartiendrait à la catégorie des bananiers résistant "TR" (interaction incompatible avec l'agent pathogène). L'introgression des gènes pour la résistance à la MRN à partir des bananiers diploïdes sauvage chez les plantains traditionnels est certes une stratégie efficiente de création de nouveaux hybrides résistants mais, demeure une approche qui nécessite plus d'attention dans le choix des parents de départ. Notre étude a montré que le C292 qui était résistant lors des évaluations précédentes dans les mêmes conditions, s'est avéré sensible lors de cette évaluation. Ce qui implique une rupture de résistance de ce nouveau génotype vis-à-vis de la MRN. Des observations analogues au cas présent avaient été enregistrées par Daniells (2009); Fullerton and Olsen (1995) et Mouliom-Pefoura (1999) chez les hybrides T8 (AAAA), FHIA-01 (AAAB) et le cultivar Yangambi Km5 (AAA) respectivement.

Nos deux hybrides ont un ancêtre commun (Calcutta 4) qui pourrait conférer les gènes de résistance à cette maladie. Calcutta 4 pourrait porter plusieurs traits qui confèreraient une résistance plus ou moins durable et dont la ségrégation allélique durant le développement des hybrides pourrait avoir conduit à un ensemble de traits différents chez F568 et C292. Il est également possible que le changement de la pathogénicité de l'agent de la MRN ait affecté uniquement C292. Cet hybride aurait ainsi perdu sa résistance au cours des évaluations précédentes.

L'avantage comparatif de C292 vient du fait qu'il produit de larges feuilles qui semblent compenser sa susceptibilité à la MRN et lui permettre de mieux intercepter la lumière utile pour la fabrication des hydrates de carbone nécessaire au remplissage des fruits. Malgré le grand nombre de feuilles produit par le Red Yade, leur longévité est fortement affectée par l'effet dévastateur de la MRN aux stades précoces. La résistance de F568 lui permet par contre de conserver un nombre de feuilles plus important, ce qui lui assure un meilleur remplissage des fruits au cours de la phase reproductive et permet ainsi l'obtention des régimes lourds et d'un rendement élevé à comparer aux deux autres génotypes. A l'opposé des hybrides évalués, la précocité de récolte des fruits de Red Yade est une conséquence due à l'effet accélérateur de la MRN sur la maturation des fruits (Castelan et al., 2012; Chille et al., 2009). Nos résultats indiquent cependant que l'amélioration du poids moyen des régimes récoltés chez F568 ne serait pas seulement expliquée par sa résistance à la MRN, mais également être attribuée à une manifestation de la vigueur hybride (Vuylsteke et al., 1993).

Bien que C292 soit aussi susceptible à la MRN que Red Yade dans les conditions optimales, il s'en sort beaucoup mieux au regard de son potentiel de rendement. Il est donc envisageable que son potentiel agronomique soit amélioré dans les conditions où sévit la MRN. Les différents stades de développement de la MRN chez ces deux génotypes ont été observés à Njombé ainsi qu'à Bomono pendant les deux cycles. Le comportement de ces deux génotypes en termes de durée de vie des feuilles confirme qu'ils sont susceptibles par rapport à F568. La rupture de la résistance de C292 notée précédemment au cycle 1 à Njombé démontre également qu'il a perdu sa forme de résistance dans les conditions favorisant le développement du pathogène à Bomono.

L'absence des symptômes à Bansoa chez les trois génotypes durant les deux saisons ne signifie pas qu'ils sont nécessairement résistants à la MRN mais, que les facteurs climatiques (températures, pluies, rosée) de cet environnement ne favorisent pas l'expression et le développement des différents stades de la maladie (apparition, l'intensification de la production des spores, mouvement de l'inoculum) (Mouliom-Pefoura et al., 1996; Mouliom-Pefoura, 1995; Mourichon, 1995, 2003; Sastry,

1988). Les travaux conduits par Quinon (1972) ont démontré la réduction de la sévérité de la cercosporiose noire liée à la diminution des pluies. Plusieurs chercheurs soutiennent que le climat sec accompagné de températures en dessous de 20°C sont les principaux contraintes qui freinent le développement de *Mycosphaella fijiensis* (Mouliom-Pefoura et al., 1996; Mouliom-Pefoura and Mourichon, 1990; Mouliom-Pefoura, 1995; Mourichon et al., 1997; Mourichon, 1995). Ces observations renforcent l'hypothèse selon laquelle le facteur température pourrait jouer un rôle majeur dans le développement de la MRN en haute altitude. La température optimale favorisant le développement des symptômes de cette maladie en conditions naturelles est comprise entre 26 et 28°C (Stover and Simmonds, 1987).

Nos résultats suggèrent que malgré le comportement de ces trois génotypes vis-à-vis de la MRN, la combinaison de l'émission des feuilles, la sénescence, le fonctionnement ainsi que la longévité des feuilles évoluent de manière asynchrone à travers les sites et les saisons. Toutefois, la durée de vie des feuilles tend à être plus importante chez les plus jeunes indépendamment des sites et saisons ce qui serait non attribuable à l'effet de la MRN. La supériorité de F568 en termes de nombre de feuilles fonctionnelles à l'échelle de la plante à Bansoa ainsi que dans les conditions caractérisées par une faible fertilité de sol et une réserve en eau utile faible à Bomono nous a paru surprenant. Dans les conditions optimales (Njombé), nous avons lié la durée des feuilles de F568 à sa résistance à la MRN. Au cours des deux saisons à Njombé, C292 et Red Yade ont une vitesse de production des feuilles supérieure à celle de F568. Cependant, leur sensibilité à la MRN entrave la durée de ces feuilles dans le temps. On s'attendait donc que ces deux génotypes manifestent une supériorité en termes de longévité des feuilles dans les conditions de Bansoa où la MRN est absente. Cette longévité des feuilles, couplée à la taille des feuilles (principalement surface foliaire à l'échelle de la plante et durée de surface foliaire) favorisent l'interception de la lumière pour la photosynthèse nécessaire à la fabrication des hydrates de carbone. Ainsi, la supériorité de F568 dans de telles conditions ne serait pas seulement liée à son incompatibilité avec *Mycosphaella fijiensis* mais, que la qualité de ces feuilles serait soutenue par un mécanisme constitutif de la longévité des feuilles.

D'après les résultats liés à la qualité et la taille des feuilles (apparemment plus épaisses) de l'hybride F568, nous nous attendons à un potentiel de rendement qui surclasse de loin les résultats obtenus. Ces résultats suggèrent que la quantité d'énergie consacrée pour la fabrication des assimilats soit détournée vers d'autres organes puits (e.g. production d'un pseudo-tronc robuste, système racinaire plus développé, feuilles plus épaisses) au détriment des composantes de taille et poids des fruits. La faible différence de rendement entre les deux hybrides à Njombé et Bomono suggère que l'augmentation de la durée de vie des feuilles de F568 lui coûterait en termes d'investissement en bilan d'énergie. Selon les circonstances (bonnes conditions ou pas, présence ou en absence de la maladie), F568 développe une stratégie lui permettant d'être toujours le meilleurs en terme de qualité des feuilles.

La supériorité de rendement de C292 par rapport à Red Yade, reliée à la large dimension de ses feuilles, permettent à ce dernier d'exprimer un meilleur potentiel malgré sa sensibilité à la MRN. Ce résultat pourrait être imputable à son caractère hybride. Les deux hybrides expriment dans ces conditions une forme d'hétérosis leur permettant d'être potentiellement meilleurs que le parent local. Il est envisageable malgré la susceptibilité apparente de C292 à la MRN, qu'il parvienne à développer d'autres stratégies qui lui permettent de compenser cette défaillance et de produire au même titre que F568 nonobstant le fait que ces deux hybrides développeraient des stratégies écophysiologiques assez différents surtout dans les conditions précaires. Nous avons proposé plus haut que C292 pourrait utiliser un mécanisme de résistance qui lui serait avantageux en présence de la MRN mais, qui est moins intéressant en absence de celle-ci.

Dans l'ensemble, nos résultats révèlent que nos trois génotypes étaient toujours meilleurs à Njombé. Aucune composante spécifique particulière de rendement n'a été mise en évidence. Il s'agirait donc d'une combinaison des différents indicateurs de rendement qui ont conduit à des valeurs élevées à Njombé pendant les deux saisons.

Nos résultats à Bansoa suggèrent que la consommation d'eau est liée à la production de la biomasse. Ce qui confirme donc les résultats

d'autres équipes sur la nécessité d'irriguer en période de sécheresse. Au second cycle, la longévité des feuilles ainsi que la surface foliaire à l'échelle de la plante de l'hybride C292 auraient probablement contribué à allonger la taille et la quantité des fruits dans ce site. Ce résultat manifeste serait attribuable à la disponibilité en eau au cours des stades critiques de développement (notamment pendant la transition, la différenciation florale et le stade fleur pointante) de cet hybride au second cycle. Ces observations nous semblent cohérentes aux résultats obtenus au premier cycle où les stades de développement se sont déroulés principalement en période sèche. La réduction de la turgescence s'est déroulée pendant le développement de l'inflorescence. Le nombre de fruits serait réduit et les efforts possibles pendant la phase de reproduction pourrait être interrompus avec des conséquences sur la masse végétale. Si par contre, la limitation en eau se produisait durant la maturation des fruits, l'inflorescence pourrait se développer normalement. Le remplissage et la taille des fruits pourraient être inhibés. Il serait tentant de soutenir que C292 soit très sensible au déficit en eau du sol.

Ce comportement suggère que C292 pourrait avoir un mécanisme de compensation. Nos observations ont indiqué par ailleurs que C292 initie un grand nombre de mains en fonction de l'activité des feuilles mais, qu'il sécurise très faiblement le remplissage de ces fruits lorsque les conditions deviennent précaires (saison sèche en particulier). La taille et le nombre moyen des fruits de cet hybride a toujours été significativement supérieure à travers les trois sites, les deux saisons à ceux de F568 et Red yade.

L'indice de surface foliaire (LAI) affiché par l'hybride C292 montre qu'il évaporerait plus d'eau que F568 et Red Yade. Ce résultat suggère dès lors qu'à long terme, la quantité d'eau évaporée particulièrement par ce génotype au niveau du couvert végétal sera proportionnelle à la quantité de rayonnement intercepté (Turner et al., 2007; Turner, 1998). Si on se limite à la forte demande en eau qui serait liée à ces organes sources (large feuillage), C292 pourrait être considérée comme un bon consommateur d'eau. La conséquence en période de déficit hydrique (plus marquée à Bansoa) se traduirait par la perte de turgescence qui

pourrait avoir affecté le fonctionnement de son système foliaire entraînant ainsi la cassure du pseudo-tronc et la baisse de production. La lacération et le pliage des feuilles de C292 observés en particulier à Bansoa semblent être une forme d'adaptation morphologique en conditions défavorables. La conséquence a été la réduction de l'assimilation du carbone et/ou de la photosynthèse et donc la croissance/développement et le rendement de la plante comme suggéré plus haut.

A l'opposé, F568 a toujours produit des fruits lourds et longs indépendamment des conditions et de la présence de la MRN. Ce dernier, contrairement à C292 semble développer une bonne stratégie de conservation qui se limiterait à produire un nombre de fruits assez stables et à garantir leur remplissage par le biais de la longévité et de la taille de ces feuilles.

A l'opposé des grandes feuilles déployées par C292, la faible taille des feuilles de F568 pourrait conduire à limiter la transpiration et par ricochet la perte d'eau du sol vers le système foliaire. Il est envisageable qu'au début du cycle végétatif, F568 ajuste sa taille à l'eau disponible dans le milieu en réduisant la surface et/ou le nombre de ses feuilles ainsi que le nombre de ses organes d'accumulation. Ainsi, ses besoins en eau sont plus faibles mais sa biomasse réduite; il reste capable de produire des régimes plus lourds, mais avec moins de grains et de fruits. Cette économie d'eau serait par conséquent très avantageuse pendant la période du déficit hydrique à Bansoa.

Malgré l'absence de la MRN à Bansoa, Red Yade s'est révélé toujours le moins productif. Ce qui rejoint les observations des précédents travaux rapportant une meilleure production des hybrides de plantains en comparaison à leur parent local.

Ainsi, l'amélioration de la résistance des hybrides de plantains à la MRN doit être accompagnée d'une amélioration de la résistance aux stress abiotiques dans les zones péri-urbaines pour assurer un meilleur

déroulement de processus écophysologiques en vue d'obtenir un rendement efficient.

Croissance des racines en conditions contrôlées

Nous avons globalement mis en évidence de faibles variations des principaux indicateurs morphologiques chez les trois génotypes évalués en rhizotrons. Tout au long de l'expérience, les variations liées à la taille du pseudo-tronc et la formation de nouvelles feuilles nous ont paru refléter la taille initiale des plantes et le dispositif expérimental utilisé. La faible croissance des parties aériennes de F568 méritent d'être liés aux observations de son système racinaire.

Quelles sont les principaux indicateurs morphologiques des parties racinaires pouvant soutenir ce comportement au niveau aérien?

Les mesures de la biomasse totale des différentes parties de la plantes ont révélé que les feuilles et racines contribuent de moitié au poids sec total quel que soit le génotype. Cette observation contraste avec les données trouvées par d'autres chercheurs qui avaient montré que le pseudo-tronc représente la fraction de la biomasse la plus importante principalement en phase végétative.

Fait surprenant dans nos résultats a été le rapport élevé de la biomasse souterraine et biomasse aérienne (BS/BA) de F568 comparé aux deux autres génotypes. Il se pourrait donc que cet hybride alloue plus de biomasse nécessaire à la croissance de la partie racinaire au détriment de la formation des feuilles et de la croissance du pseudo-tronc. Certaines études ont cependant rapportées que ce ratio évolue en fonction des conditions du milieu et du stade de croissance de la plante et que les stress hydriques et/ou déficiences en éléments nutritifs tendront à augmenter ce rapport (Buwalda, 1993; Klepper, 1990; Lecompte, 2002). Cependant, dans notre étude, des dispositions en termes de substrat, de fertilisation et d'apport en eau ont été prises pour pallier à ces contraintes.

Comme suggéré dans nos résultats expérimentaux en champ, F568 semble détourner plus d'assimilats des composantes de rendement vers la croissance et l'entretien d'autres organes puits. Cette stratégie déployée par cet hybride serait plus bénéfique à la croissance et au développement du système racinaire. Fort de ces résultats, on s'attendait que F568 produise en priorité des racines principales de grandes tailles que celles des latérales en comparaison de C292 et Red Yade. Cependant, il se pourrait que la plupart des racines principales de F568 croissent dans le substrat et dont échappent aux observations au niveau du plexiglas.

Fait intéressant, nous avons observés que ces racines principales ont un degré de densité de ramification élevé (d'environ 30% supérieur à celle de C292 et Red Yade). Cette densité de ramification élevée serait bénéfique aux racines latérales (notamment celles de premier ordre) nécessaires à l'exploration et à l'ancrage de la plante comme cela a été suggéré dans les études antérieures avec plusieurs génotypes de bananier (*Musa* spp.) (Draye, 2002). Indépendamment du génotype, les indicateurs de la distribution spatiales des racines (taille des racines, distance relative, surface de sol exploré et compacité) dans les rhizotrons ont augmenté avec l'accroissement du potentiel photosynthétique et/ou la durée de la surface foliaire. En rapprochant les traits de performance des parties aériennes observés en milieux réels aux principaux indicateurs morphologiques des parties racinaires, F568 pourrait bénéficier de cet avantage au niveau souterrain et exploiter ce potentiel pour soutenir son mécanisme constitutif. Ainsi, une grande proportion d'assimilats pourrait être distribuée au niveau de sa partie souterraine et lui permettre d'assurer la croissance et le développement de la plante entière. En plus, sa plasticité dans les différents sites péri-urbains semblerait soutenir ces résultats obtenus en conditions contrôlées.

Une expérience proche à celle conduite en rhizotrons a révélé une forte relation structurale entre la production des feuilles et le nombre d'axes racinaires en accord avec les travaux conduits par Kwa (1993). Les héritabilités des principaux indicateurs de croissance entre différentes lignées ont montré que les valeurs phénotypiques des deux populations

évaluées pourraient constituer un bon prédicteur de leurs valeurs génotypiques. Les principaux traits racinaires ont montré une héritabilité élevée et relativement significative que celle des parties aériennes et dont, plus susceptibles de répondre à la sélection.

Ces résultats pourraient justifier l'importance capitale du processus écophysologique de F568 dans les conditions défavorables comme précédemment mentionné dans les résultats obtenus en champ. En s'appuyant sur ces observations, il est possible que F568 possède différents gènes au niveau de son système racinaire qui contrôlent les voies similaires contribuant au potentiel de croissance et à sa supériorité en termes de rendement en milieux réels. Le mécanisme suggéré précédemment par cet hybride semble une fois de plus mis en évidence.

Les programmes de création de plantains pourraient s'appuyer sur ces résultats préliminaires pour une amélioration simultanée de plusieurs caractères racinaires suivant un concept d'idéotype adapté aux contraintes environnementales africaines (Pillay and Tripathi, 2007). Partant de cette stratégie développée par le F568, il serait encourageant que le sélectionneur de plantain africain exploite cette voie de création pour améliorer le germoplasme des variétés existantes.

PRINCIPALES LACUNES

Les principales limites auxquelles nous avons été confrontées au cours de la réalisation de cette thèse sont résumées globalement aux points ci-après:

La première limite est liée au faible nombre d'analyses de sols qui ont été réalisées avant l'installation des parcelles expérimentales. Il aurait été judicieux de procéder aux analyses de sol à chaque saison afin d'évaluer le gain ou le déficit de nutriments causées respectivement par l'apport des fertilisants et leur épuisement par les plantes. En plus, nous nous sommes limités aux analyses de sols et n'avons pas procédé aux analyses des différentes parties de la plante (feuilles, pseudo-tronc et racines), d'où une méconnaissance des immobilisations minérales

des trois géotypes. A ce titre, plusieurs facteurs climatiques peuvent influencer la répartition de ces éléments nutritifs dans la plante parmi lesquels la température:

Turner et Lahav (1985) ont montré que la température est probablement la composante environnementale la plus importante de l'effet saisonnier, en particulier dans les régions subtropicales. L'évaluation des quantités de nutriments dans les parties végétatives de la plante (feuilles, pseudo-tronc, bulbe et racines) a suggéré que leur distribution est significativement influencée par la température chez le cultivar de banane dessert Williams (Turner and Lahav, 1986). Ces chercheurs soutiennent que lorsque la température augmente, la distribution de l'azote, du phosphore, du potassium, le magnésium et la chlore suivent un changement dans la distribution de la matière sèche. La proportion dans les feuilles augmente de 20 à plus de 50% au détriment du bulbe et des racines. Ces travaux suggèrent qu'il est possible que dans le site de Bansoa, les concentrations en nutriments dans les parties de nos plantes soient faibles, ce qui pourrait influencer la croissance de C292 en particulier compte tenu de ces larges feuilles.

Les travaux conduits par Turner et Hunt (1984) portant sur la concentration en nutriments des limbes de la feuille 3 (observations faites à la floraison ou à la récolte à partir du sommet de la plante) sur une trentaine de cultivars de bananiers ont démontré que les bananiers ayant une constitution *balbisiana* 'B' ont de faibles concentrations en éléments nutritifs comparativement aux variétés à constitution *acuminata* 'A'. Ainsi, la présence d'un génome *balbisiana* dans la constitution génomique chez un géotype contribue à baisser sa concentration en nutriments tandis que l'absence du génome de l'espèce *acuminata* contribue à hausser les concentrations de ces nutriments. Dans le cas de notre expérience, nos géotypes appartiendraient soit au groupe génomique "AAA" où "AAB" étant donné que les analyses moléculaires sont en cours pour déterminer leur appartenance à ces groupes. Parmi ces nutriments, le potassium demeure l'élément clef dans la nutrition du bananier.

Des concentrations élevées ont été principalement trouvées dans les feuilles de bananier (*Musa* spp.). Une déficience de cet élément dans la

plante entraîne une réduction de la surface foliaire et la longévité des feuilles (Lahav, 1972a; Murray, 1960). Le faible approvisionnement de potassium réduit la respiration, mais produit une importante variation de la photosynthèse au niveau des disques foliaires. Naturellement, la réduction de la photosynthèse est beaucoup plus aggravée par la réduction de la durée de la surface foliaire à l'échelle de la plante. Cet effet a un impact direct sur le poids du régime (Croucher and Mitchell, 1940; Murray, 1961; Summerville, 1944).

Quel serait l'impact de la concentration du potassium au niveau des feuilles de ces nouveaux hybrides de plantains ? Cette question mériterait d'être abordée lors des prochaines évaluations de ce nouveau matériel génétique.

Lahav (1995) avait soutenu que le bananier requiert des quantités élevées de nutriments qui sont en grande partie fournies par le sol pour une meilleure croissance et l'obtention de hauts rendements. La quantité de nutriments au sol serait proportionnelle au rendement de la culture, de sorte que les cultures à haut rendement ont de grandes réserves de nutriments dans les bulbes et pseudo-troncs comparativement aux cultures à faible rendement qui affichent des réserves beaucoup plus faibles. Ces résultats corroborent globalement les observations obtenus dans nos trois sites (meilleures valeurs à Njombé). Toutefois, ces caractéristiques seraient importantes en ce qui concerne la fréquence d'application d'engrais. L'épuisement de ces nutriments par la plante devrait être renouvelé de manière progressive afin de maintenir la fertilité du sol et de permettre la continuité de la production aux cycles successeurs. Sous l'angle nutritionnel, cette approche devrait orienter l'interprétation des prochains résultats.

L'insuffisance des apports d'eau par système manuel dans les sites de Bomono et principalement celui de Bansoa ont été probablement une contrainte à la croissance des plantes en période de contraintes hydriques. L'apport d'eau par irrigation est un facteur important surtout lorsque le sol affiche une faible fertilité et qu'il est possible de rehausser son niveau de fertilité par apport d'éléments nutritifs nécessaires à la croissance des plantes notamment en période de sécheresse. L'eau

d'irrigation peut également permettre de lessiver les sels du profil en périodes de déficit hydrique et permettre de déplacer les engrais fournis de la surface du sol vers la zone racinaire. Toutefois, les quantités d'eau apportées ne devraient pas dépasser les doses requises pouvant entraîner le lessivage. Lahav (1972b) a montré que d'importants apports d'eau par voie d'irrigation sont responsables d'un lessivage de 4.1% de potassium et que cet apport devrait être fractionné en fonction des besoins de la parcelle.

Le décalage enregistré au niveau du calendrier de mise en place des différents essais ainsi que l'hétérogénéité au niveau de la taille du matériel végétal ont constitué une véritable limite qui aurait très probablement eu des répercussions pendant les cycles de végétation de nos génotypes particulièrement au premier cycle.

PERSPECTIVES

Les résultats de nos expériences constituent la première connaissance du processus écophysologique et de la morphologie des principaux traits racinaires de ces nouveaux hybrides de plantains développés par le CARBAP. Nous essayerons de proposer quelques pistes pour une meilleure connaissance de ces génotypes dans les travaux futurs.

La première idée serait de procéder de manière approfondie aux analyses physico-chimiques et d'éléments minéraux disponibles au niveau du sol. Nous suggérons que la caractérisation soit réalisée dans le temps et suivant les différents stades de développement de la plante. Cette piste permettra éventuellement de tenir compte des besoins nutritionnels de ces hybrides pendant des opérations de fertilisation. La détermination des immobilisations minérales par analyse des parties de la plante sous contraintes environnementales pourra également permettre de mieux cerner le comportement de ces nouveaux génotypes de plantains.

Une seconde piste sera de conduire les expériences pendant trois cycles de culture en vue de permettre une bonne expression des caractères propres à chaque génotype et de mieux étudier les mécanismes qu'ils développent pour faire face aux conditions défavorables. Plusieurs travaux ont démontré chez le bananier que le rendement du premier cycle est moins élevé que ceux des cycles suivants à cause de la particularité de la croissance du bananier dont la formation de la touffe est prioritaire sur la production du régime. Dès le second cycle, la touffe est en équilibre et répond aux conditions du milieu.

Au préalable, pour permettre un meilleur suivi du processus du cycle de végétation de nos génotypes, il serait primordial d'ajuster la taille initiale du matériel végétal dès la plantation. Ce qui pourra faciliter le suivi des indicateurs de croissance et de développement. Ces stades de développement constituent la clef du développement de la taille et du poids du régime.

Il serait également encourageant d'étudier l'effet de la température des feuilles sur le comportement morphologique et physiologique de ces

hybrides. Cette étude devrait conduire à une estimation du contrôle de l'équilibre thermique dans le but de comparer leur comportement en termes de transpiration. A ce titre, le choix du facteur site devrait intégrer la pression des bio-agresseurs (*Mycospharella fijiensis*) dans l'évaluation du processus écophysologique de nos génotypes.

L'ajustement de l'épaisseur de la zone d'insertion du bulbe dans les rhizotrons permettra sans doute de mieux suivre la croissance des principaux indicateurs morphologiques au niveau racinaire au cours des expériences futurs. L'évaluation du système racinaire réalisée en environnements contrôlés devrait être transposée en milieu réel. L'utilisation de plexiglas au cours des premiers stades de la phase végétative permettrait d'éclairer les mécanismes déployés par chaque plante dans les conditions réelles.

Afin de mieux appréhender le comportement en champ et en conditions contrôlées de l'hybride F568, il serait opportun de conduire une étude au niveau moléculaire dans le but de localiser des locus impliqués dans l'expression des traits de résistance et de rendement pouvant éclairer le mécanisme proposé précédemment.

Une évaluation des paramètres physico-chimiques et culinaires des fruits de ces nouveaux hybrides en comparaison aux plantains traditionnels reste une piste majeure à renseigner. Cette évaluation pourra offrir à travers les tests d'acceptabilité avec plusieurs types de ménages, le potentiel d'appréciation de la qualité des fruits de ces nouveaux candidats. A ce titre, les consommateurs localisés dans les zones péri-urbaines et grandes villes environnantes constitueraient de bons indicateurs pour cette étude.

REFERENCES

- Buwalda, J. G. (1993). The carbon cost of root systems of perennial fruit crops. *Environ. Exp. Bot.* 33, 131–140.
- Castelan, F.P., Saraiva, L.A., Lange, F., de Lapeyre de Bellaire, L., Cordenunsi, B.R., and Chillet, M. (2012). Effects of Black Leaf Streak Disease and Sigatoka Disease on fruit quality and maturation process of bananas produced in the subtropical conditions of southern Brazil. *Crop Prot.* 35, 127–131.
- Chillet, M., Abadie, C., Hubert, O., Chilin-Charles, Y., and de Lapeyre de Bellaire, L. (2009). Sigatoka disease reduces the greenlife of bananas. *Crop Prot.* 28, 41–45.
- Cohan, J. - P., Abadie, C., Tomekpé, K., et Tchango Tchango, J. (2003). Performances agronomiques et résistance à la maladie des raies noires de l'hybride "CRBP-30." *InfoMusa* 12, 29–32.
- Croucher, H.H., and Mitchell, W.K. (1940). The use of fertilizers on bananas. *J. Jamaican Agric. Soc.* 44, 138–142.
- Daniells, J. (2009). Workshop for new ACIAR project help. In *The Banana Asia-Pacific Network (BAPNET) Newsletter*, p. 4.
- Draye, X. (2002). Banana Roots: Architecture and Genetics. In *Plant Roots: The Hidden Half*, Third Edition. Revised and Expanded, L. Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, ed. (CRC Press), pp. 399–423.
- Fullerton, R.A., and Olsen, T.L. (1995). Pathogenic variability in *Mycosphaerella fijiensis* Morelet, cause of black Sigatoka in banana and plantain. *New Zeal. J. Crop Hortic. Sci.* 23, 39–48.
- Klepper, B. (1990). Root growth and water uptake. *Agric. Monogr.* 30, 281–322.
- Kwa, M. (1993). Architecture, morphogénèse et anatomie de quelques cultivars de bananiers. Université de Montpellier II 286 p.
- Lahav, E. (1972a). Effect of different amounts of potassium on the growth of the banana. *Trop. Agric. (Trinidad)* 49, 321–335.
- Lahav, E. (1972b). Le rôle de l'analyse des parties de la plante pour déterminer le niveau potassique du bananier. *Fruits (FRA)* 29, 855–864.
- Lahav, E. (1995). Banana nutrition. In *Bananas and Plantains*, S. Gowen, ed. (London: CHAPMAN & HALL), pp. 258–316.
- Lecompte, F. (2002). Mise en place de l'architecture racinaire du bananier dans un andosol: effets des contraintes physiques liées au compactage. *Paris-Grignon* 111 p.
- Mouliom-Pefoura, A. (1995). Les cercosporioses des bananiers et plantains (*Mycosphaerella musicola* Leach et *M. fijiensis* Morelet). *Epidémiologie et Ecologie dans le contexte des zones de production du Cameroun*. University of Dschang, Dschang, Cameroon.
- Mouliom-Pefoura, A. (1999). First Observation of the Breakdown of High Resistance in Yangambi km5 (*Musa* sp.) to the Black Leaf Streak Disease in Cameroon. *Plant Dis.* 83, 78–78.

- Mouliom-Pefoura, A., Foko, J., A., and Fontem, D.A. (1996). Comparison of Development of *Mycosphaerella fijiensis* and *Mycosphaerella musicola* on Banana and Plantain in the various Ecological zones in Cameroon. *Plant Dis.* 80, 950–954.
- Mouliom-Pefoura, A., and Mourichon, X. (1990). Développement de *Mycosphaerella musicola* (maladie de Sigatoka) et *M. fijiensis* Morelet (maladie des raies noires) sur les bananiers et plantains. Etude du cas particulier des productions d'altitude. *Fruits* 45, 17–24.
- Mourichon, X. (1995). Les cercosporioses des bananiers et plantains : éléments sur la biologie des interactions et les stratégies de lutte. In *Modélisation En Protection Des Cultures: Séminaire International*, (Montpellier, France), pp. 83–91.
- Mourichon, X. (2003). Analyse du risque phytosanitaire (France).
- Mourichon, X., Carlier, J., and Fouré, E. (1997). Les cercosporioses : maladie des raies noires (cercosporiose noire) ; maladie de Sigatoka (cercosporiose jaune) (Montpellier, France) 4 p.
- Murray, D.B. (1960). The effect of deficiencies of the major elements in the banana. *Trop. Agric. (Trinidad)* 37, 97–106.
- Murray, D.B. (1961). Shade and fertilizer relations in the banana. *Trop. Agric. (Trinidad)* 38, 123–132.
- Noupadja, P., and Tomekpe, K. (2000). Agronomic performance of IITA'S improved *Musa* germplasm at CRBP, Njombé, Cameroun. *African Crop Sci. J.* 9, 481–486.
- Noupadja, P., Tomekpe, K., and Youmbi, E. (2007). Évaluation d'hybrides tétraploïdes de bananiers plantains (*Musa* spp.) résistants à la maladie des raies noires créés au Cameroun. *Fruits* 62, 77–88.
- Pillay, M., and Tripathi, L. (2007). Banana Breeding. In *Breeding Major Staples*, E. Kang, M.S., Priyadarshan, P.M., ed. (New York, USA: Blackwell Science), pp. 393–428.
- Quinon, V.L. (1972). Epidemiology and control of black leaf streak disease of banana caused by *Mycosphaerella fijiensis*. *Univ. de Hawaï* 133 p.
- Sastry, P.S.N. (1988). Agrometeorology of the banana crop. WMO, Agricultural Meteorology CAgM 85 p.
- Stover, R.H., and Simmonds, N.W. (1987). *Bananas* 468 p.
- Summerville, W.A.T. (1944). Studies on nutrition as qualified by development in *Musa cavendish* L. *Queensl J. Agric. Sci.*
- Tomekpe, K. (2003). Stratégies d'amélioration du plantain au CARBAP.
- Tomekpe, K., Noupadja, P., Abadie C., Auboiron, E-J. and Tchango Tchango, J. (1998). Genetic improvement of plantains at CRBP: performance of black sigatoka resistant plantain hybrids. In *Seminario Internacional Sobre Produccion de Platano*, R.G.B. Cardona, M.J.G., Belalcazar Carvajal, S., Cayon Salinas, D.G. & Isaza, ed. (CORPOICA, Armenia, Columbia.), pp. 45–50.
- Turner, D.W. (1998). Ecophysiology of bananas: The generation and functioning of the leaf canopy. *Acta Hort.* 490, 211–222.

- Turner, D.W., and E. Lahav (1985). Temperature influences nutrient absorption and uptake rates of bananas grown in controlled environments. *Sci. Hortic.* 26, 311–322.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., and Thomas, D.S. (2007). Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Brazilian J. Plant Physiol.* 19, 463–484.
- Turner, D.W., and Lahav, E. (1986). Temperature influences the distribution of some nutrients in the young banana plants independently of its effect on dry matter. *Sci. Hortic.* 28, 47–58.
- Vuylsteke, D., Ortiz, R., and Swennen, R. (1993). Genetic improvement of plantains at the International Institute of Tropical Agriculture (IITA). In *Breeding Banana and Plantain for Resistance to Diseases and Pests*, Proc. Int. Symp. Held at Montpellier, 7-9 September 1992,, D. Vuylsteke, R. Ortiz, and R. Swennen, eds. (CIRAD-FLHOR, Montpellier, France), pp. 267–268.

CONCLUSIONS

The thesis highlighted the rather contrasting situations in the three sites (Bomono, Njombé and Bansoa). Bomono was characterized by low soil fertility of the nutritional point of view and a very low useful water reserve. However in Bansoa, low temperatures have extended the cycle and imposed to the plants to cross in long periods of water deficit. In Njombé, plants were in a situation of nutritional and water comfort despite pressure of BLSD.

In Njombé and Bomono, F568 presented a remarkable resistance to BLSD, which was manifested by a longer leaf duration throughout the cycle and by sustained plant leaf area during fruit filling. Red Yade was more severely damaged by BLSD than C292 which produced large leaf area, high number of hands per bunch and many fruits per hand. These three genotypes appeared to be valuable in terms of plant stature and phenology. Almost all plants were less than 2.5 m (leaf ratio < 2) and can be considered as dwarf. In the three sites, Red Yade was systematically the latest flowering genotype and C292 was the earliest flowering, closely followed by F568.

In all our experiments, the stability of leaf production rate would show that the soil moisture has not dropped below the point where it would affect leaf emission. In the conditions combining BLSD, low soil fertility and water deficit, fruit size is an important determinant of bunch yield. These results could support that the ecophysiological processes influencing fruit filling should be a target for improvement through crop husbandry or breeding. Thus, F568 has produced heavier bunches and higher yield than C292 and Red Yade. This performance was supported by leaf dynamics and leaf characteristics that would be responsible of the fruit size (fruit length, fruit filling and fruit circumference).

The rhizotrons experiments showed that F568 maintains a high root system that would be beneficial to the formation of first order laterals. At the plant scale, F568 seemed to slightly reduce leaf emission during the whole experiment at the benefit of a higher root mass. It was tempting to relate the higher root:shoot ratio and branching densities of

F568 to its superior resistance to water deficit and low soil fertility, as observed in field trials.

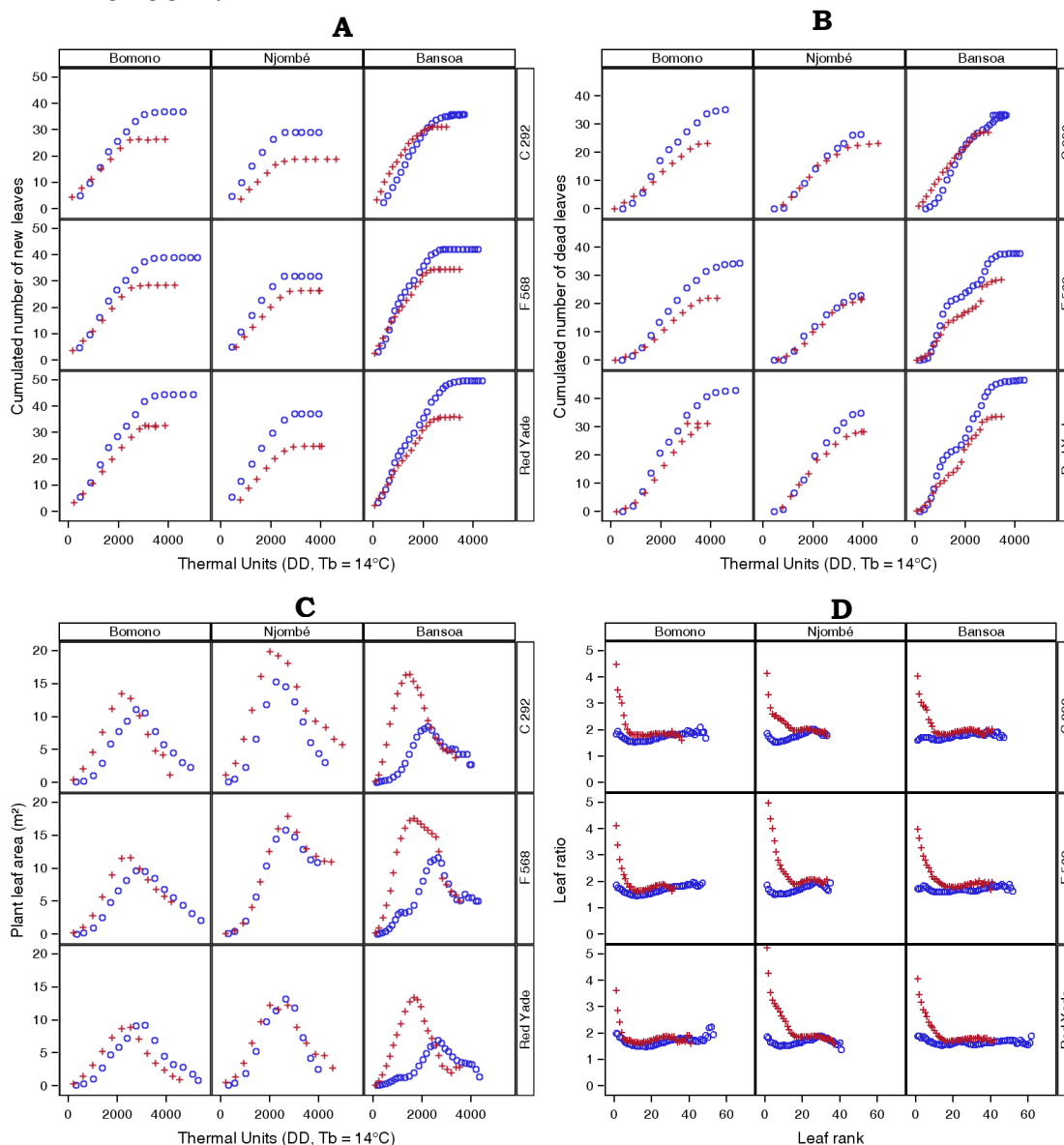
The experiment carried out in transparent pots demonstrated the existence of significant genotypic and/or additive variation for most traits investigated and suggests that root traits should be amenable to selection.

APPENDIX

APPENDIX FOR CHAPTER - 4

ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAINS UNDER DROUGHT AND LOW SOIL FERTILITY IN PERI-URBAN AREAS IN CAMEROON

Annexes 4.1

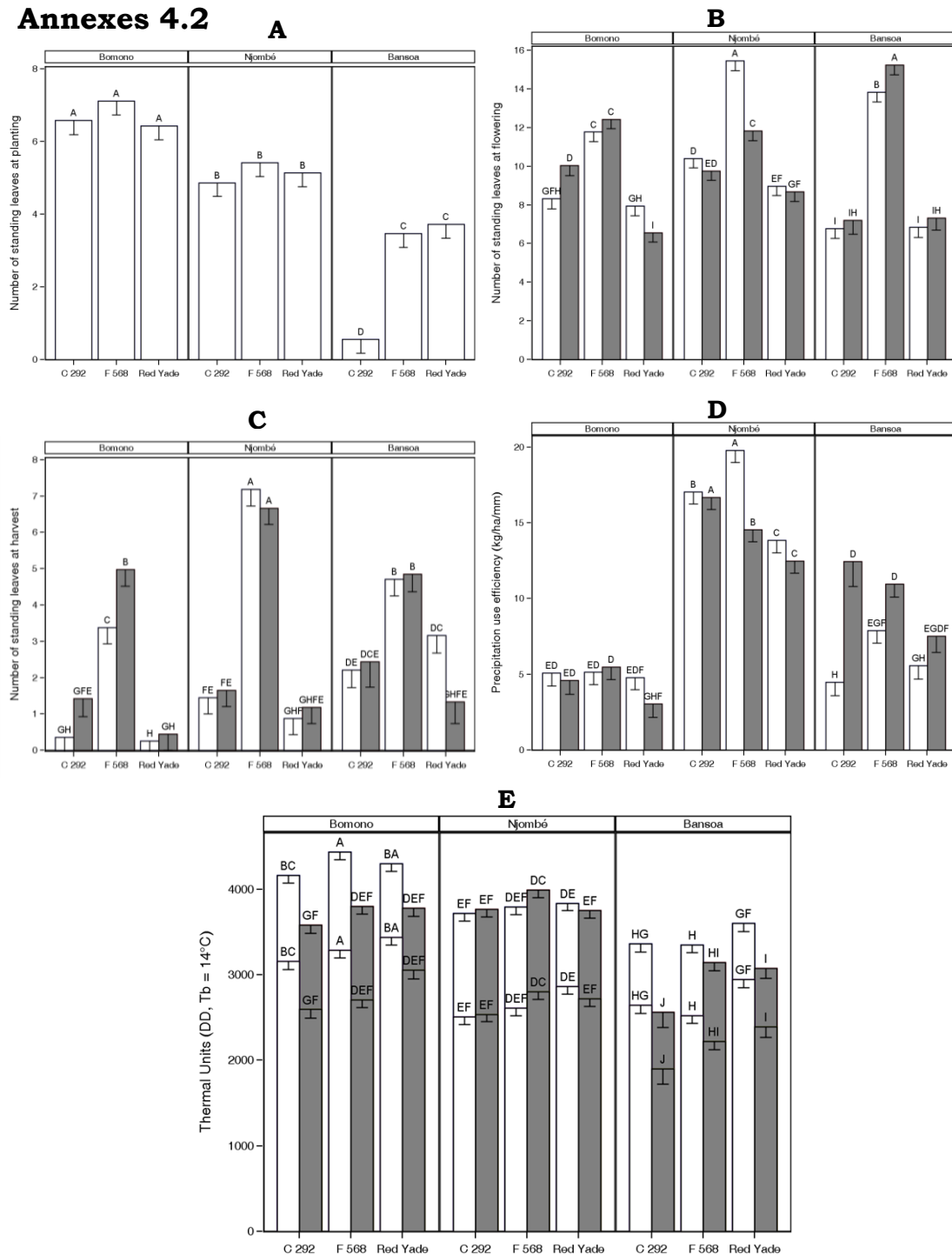


Time course of (A, B leaf dynamics), (C) leaf area and (D) leaf ratio as a function of leaf rank or thermal time.

(A) Cumulative number of new leaves (cm/cm); (B) cumulative number of dead leaves, (C) whole-plant leaf area (m²); (D) leaf ratio (cm.cm⁻¹); (D) cumulated

Blue circles: cycle 1, red crosses: cycle 2

Annexes 4.2



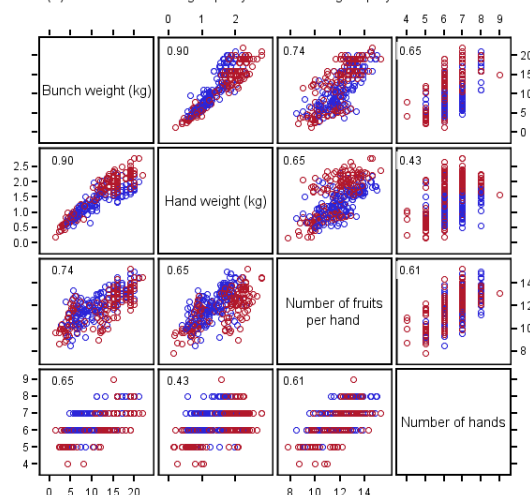
Indicators of source activity, yield components and phenology.

(A) number of standing leaves at planting, (B) flowering and (C) harvest; (D) precipitation use efficiency ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$); (E) phenology (degree-days).

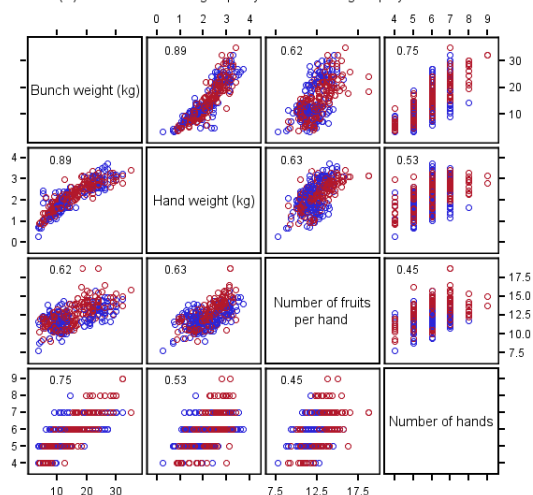
Values in the same site followed by identical letters are not significantly different at 5%. Error bars represent standard errors. Open bar symbols: cycle 1; solid bar symbols: cycle 2.

Annexes 4.3

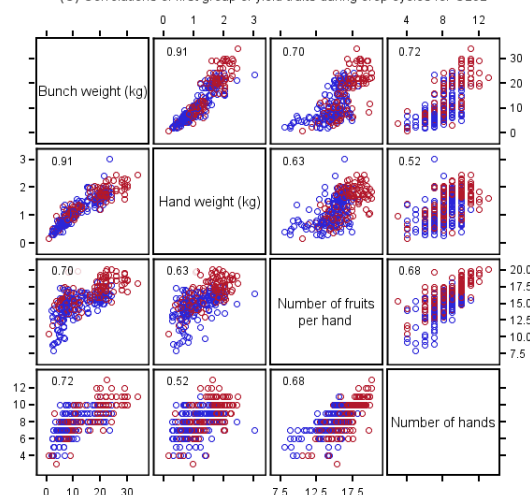
(A) Correlations of first group of yield traits during crop cycles for Red Yade



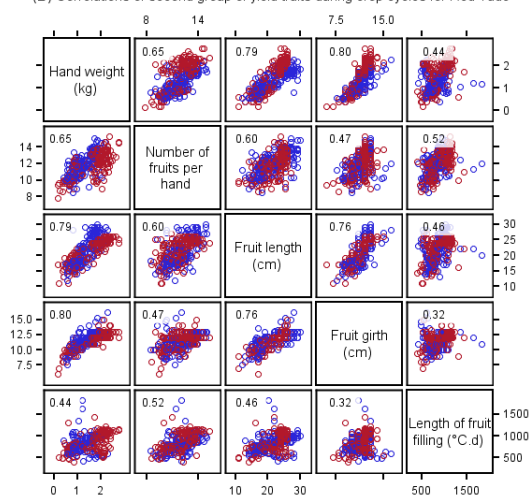
(B) Correlations of first group of yield traits during crop cycles for F568



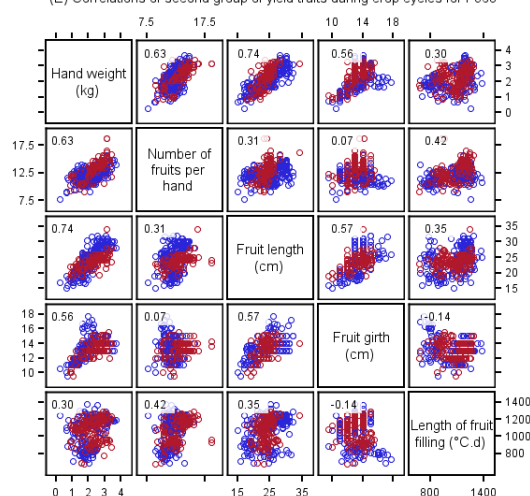
(C) Correlations of first group of yield traits during crop cycles for C292



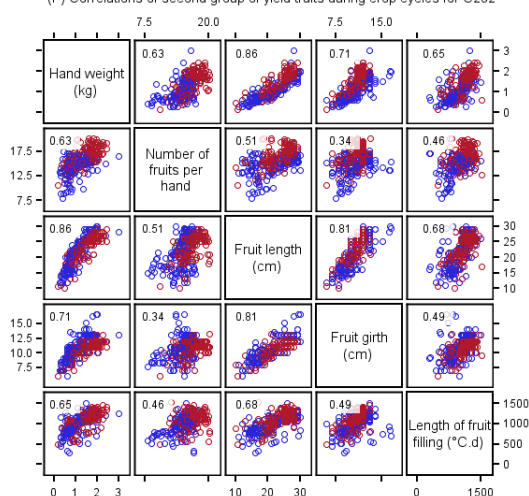
(D) Correlations of second group of yield traits during crop cycles for Red Yade

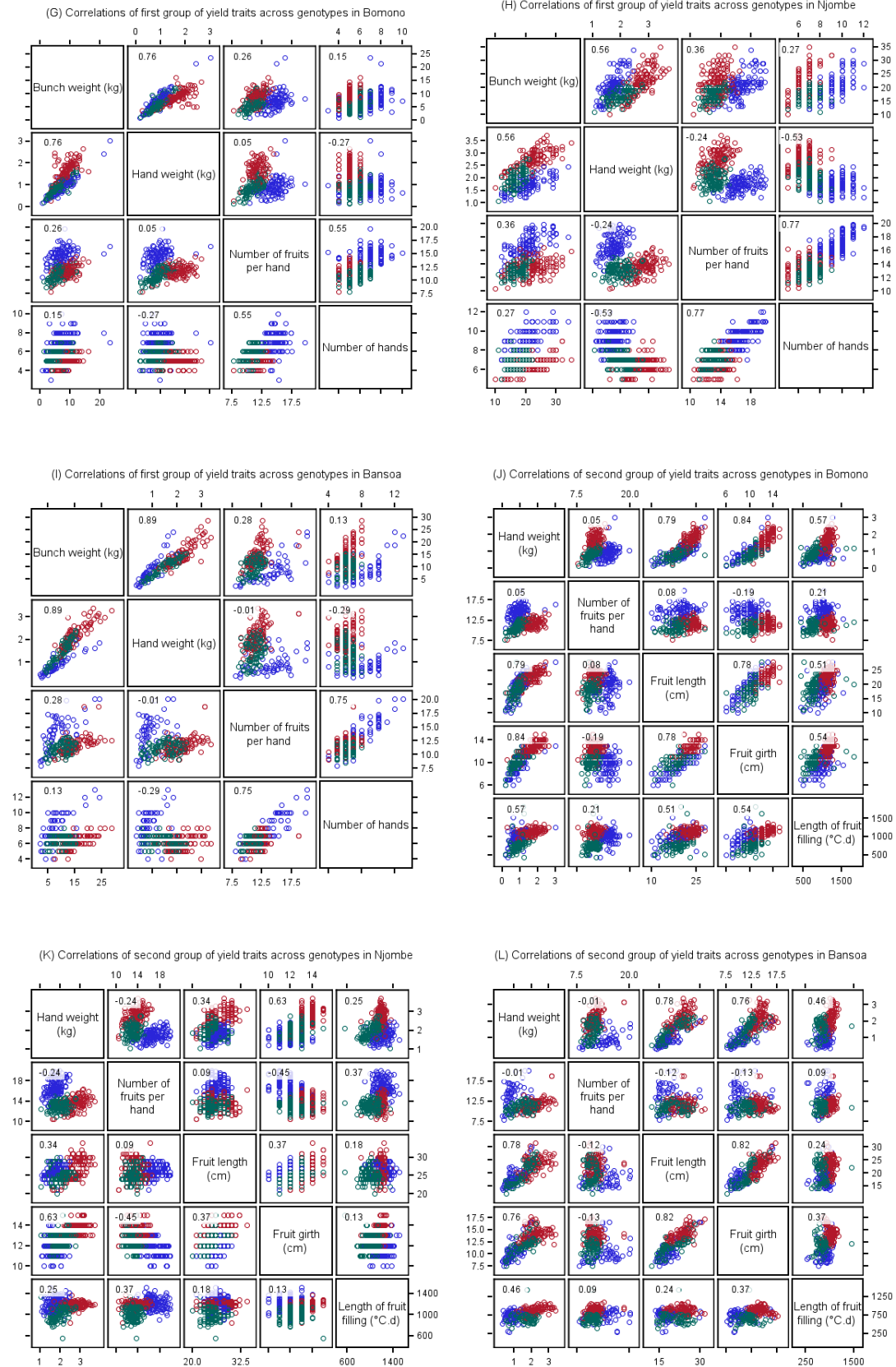


(E) Correlations of second group of yield traits during crop cycles for F568



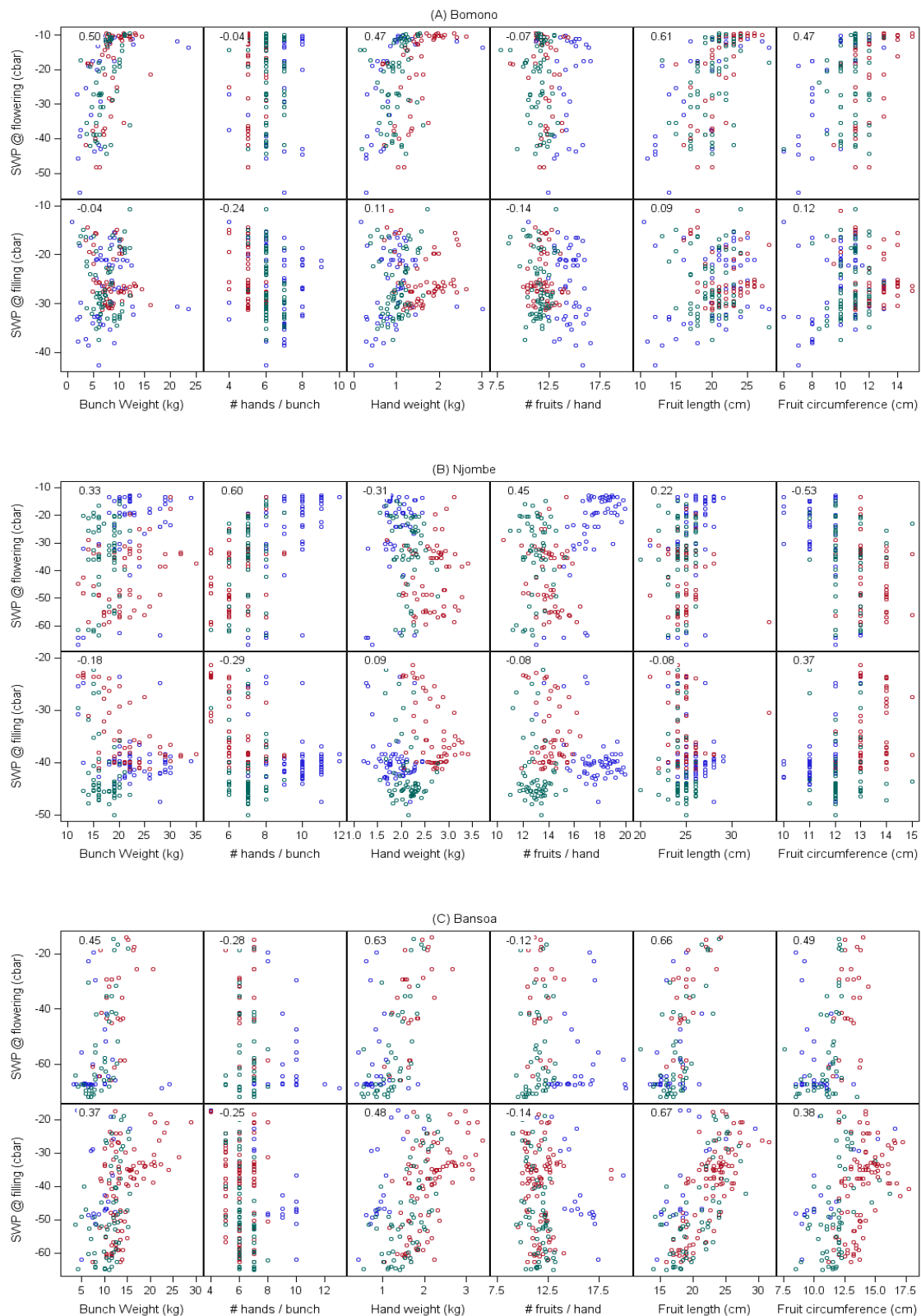
(F) Correlations of second group of yield traits during crop cycles for C292





Scatter plots and Pearson correlation coefficients between yield components. The relationships are presented separately by genotype (A-F) and by site (G-L). Graphs are organized in two sets of yield components (left vs right). Colors indicate the cycle in graphs A-F (blue-red: cycle 1-2), and the genotype in graphs G-L (blue-red-green: C292-F568-Red Yade).

Annexes 4.4



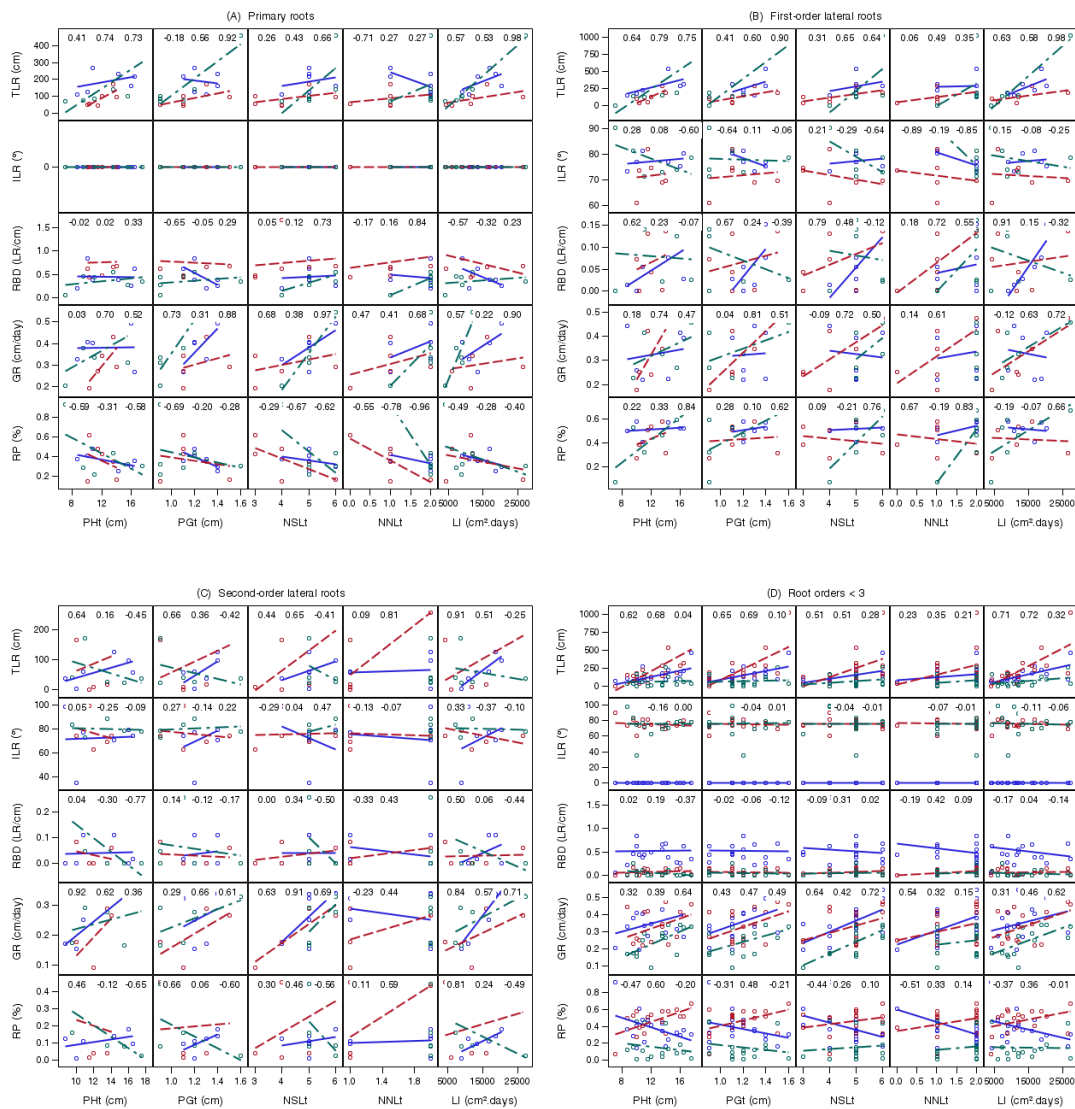
Correlations between indicators of water deficit and selected yield components, at Bomono (A), Njombe (B) and Bansoa (C).

Analysis carried out on a subset of the plants for which at least 25% of the considered period occurred in the dry season. SWP: soil water potential (cbar); Number (#); at (@). Correlation coefficients of Pearson (r) are indicated in each plot. (Blue – red -green: C292-F568 -Red Yade).

APPENDIX FOR CHAPTER - 5

ROOT MORPHOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS

Annexes 5.1



Correlation coefficients between shoot and root traits by genotypes (colors) and root order (panels A, B, C) and by root orders irrespective of genotype (D) at the end of experiment.

(A) blue (C292) – (B) red (F568) – (C) green (Red Yade);

D: blue (primary root), red (first-order lateral roots) - green (second-order lateral roots).

Pearson correlation coefficients are given in the same order;