Chimiotaxonomie et organisation génétique dans le genre *Musa*.

J.-P. HORRY*

TROISIEME PARTIE : DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES

RELATIONS ENTRE DIVERSITES MORPHOLOGIQUE, POLYPHENOLIQUE ET ENZYMATIQUE

Les classifications morphologiques et polyphénoliques relèvent de caractères phénotypiques, soumis à des contraintes de sélection ; la classification enzymatique se rapporte à des caractères génétiques, théoriquement neutres vis-à-vis de la sélection.

Nos résultats montrent une bonne compatibilité entre ces trois classifications. La concordance globale constatée n'est bien sûr pas absolue, et on notera des discordances d'ordre quantitatif entre les sous-espèces de *M. acuminata*, entre l'homogénéité des types de *M. balbisiana* sur les plans morphologiques et polyphénoliques et la diversité génétique révélée par les isozymes (par «quantitative», on entend que les distances relatives entre taxons sont dissemblables alors que la classification générale - qualitative - reste identique).

Cette observation n'est guère surprenante : DAMERVAL et DE VIENNE (1985), dans une synthèse bibliographique portant sur plusieurs taxons, soulignaient la rareté des discordances qualitatives entre distances établies à l'aide de marqueurs morphologiques et moléculaires ; par ailleurs, il semble que la discordance (qualitative et quantitative) soit d'autant plus grande que la reproduction est sur un mode allogame. Nous avons vu que chez les bananiers sauvages, l'allogamie est tempérée par la propagation végétative d'une part, par les isolements géographiques d'autre part. On peut effectivement observer les discordances les plus notables au niveau des sous-espèces les plus proches du point de vue éco-géographique : *siamea/burmannicoïdes/burmannica, microcarpa* de Bornéo et *truncata*, alors qu'entre sous-espèces distantes, et à fortiori entre espèces, divergences morphologiques et génétiques sont comparables.

BANANIERS SAUVAGES

La diversité des bananiers sauvages a d'abord été décrite sur la base d'observations morphophysiologiques puis génétiques. Les descriptions et les analyses faites jusqu'à présent ont abouti à une vision dynamique de l'évolution du genre *Musa* (SIMMONDS, 1962). Les techniques chimiotaxonomiques nous ont permis d'aller plus loin dans la compréhension de l'organisation génétique des espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana*.

La divergence des deux espèces est reflétée par des métabolismes polyphénoliques distincts et la présence de certains allèles spécifiques. Comme il n'existe cependant pas de barrière reproductive entre les deux taxons au sens strict du terme (SIMMONDS, 1962), ils appartiennent donc bien au même complexe d'espèces. Seul un contrôle étroit des flux de gènes entre eux permet d'expliquer la compartimentation observée. Les deux espèces n'étant pas géographiquement isolées, la limitation des échanges géniques entre elles doit être associée à une faible réussite des hybridations et à la faiblesse des hybrides formés.

Des deux espèces, *M. balbisiana* apparaît la moins variable. Le métabolisme polyphénolique développé n'est pas diversifié et révèle un caractère général peu évolué. Parallèlement, la diversité estimée au travers des marqueurs enzymatiques est faible ; quoique cette mesure puisse être biaisée par un effectif très limité, elle est confortée par l'observation au niveau des cultivars hybrides (les allèles observés sont tous expliquables par une contribution *acuminata* ou *balbisiana*).

Beaucoup plus importante est la diversité observée chez *M. acuminata*. A une grande différenciation du métabolisme polyphénolique correspond une diversité génique élevée. La faiblesse relative de l'hétérozygotie observée révèle l'existence de compartiments partiellement isolés ; les analyses multivariées, tant au niveau des polyphénols qu 'à celui des isozymes, permettent de visualiser cette structuration, et soulignent la composante géographique de celle-ci.

Le terme de «sous-espèce» est une référence taxonomique pratique d'utilisation, mais l'analyse chimiotaxonomique montre le caractère arbitraire de cette classification, dont le cadre trop rigide n'intègre pas la notion de distances relatives entre les taxons. Ainsi, nos résultats mettent en évidence un premier niveau de divergence entre la sous-espèce *zebrina* d'une part et les sous-espèces *microcarpa, truncata, siamea, burmannica, burmannicoïdes* d'autre part.

Zebrina est nettement originale, et apparaît au travers de son profil anthocyanique comme le type le plus primitif des *acuminata* étudiés. A ce titre, cette sous-espèce serait la plus proche de ce que pouvait être une forme ancestrale de l'espèce. Cette assertion est à mettre en parallèle avec l'existence de bananiers sauvages supposés d'introduction très ancienne en Afrique de l'Est, très proches de *zebrina*.

Au deuxième niveau de divergence, nous observons une scission entre les sous-espèces du Nord de la distribution géographique (*siamea, burmannica, burmannicoïdes*) et celles de la zone Malaisie/Bornéo (*malaccensis, microcarpa, truncata*). La distinction à l'intérieur de ces deux groupes n'est possible qu'à un niveau beaucoup plus fin.

On voit que la compartimentation est nettement corrélée à la distribution géographique, l'éloignement progressif (isolement par la distance) étant vraisemblablement le facteur essentiel à la restriction des flux de gènes entre sous-espèces.

Notre approche est trop ponctuelle pour aboutir à un schéma évolutif de l'espèce *M. acuminata*, et sans un élargissement de l'analyse (autres accessions, autres systèmes...), nous nous garderons d'aller plus avant dans les hypothèses.

DOMESTICATION

Le problème de la base génétique sous-jacente à la domestication a été posé. SIMMONDS situe l'origine des cultivars *acuminata* en zone malaise et une dispersion ultérieure vers les zones périphériques. L'existence de cultivars hybrides de types «Plantains» peut-être antérieure à cette dispersion soulève la question de la succession des divers événements de domestication. L'analyse chimiotaxonomique apporte de nouvelles données quant à la dynamique de l'apparition des bananiers cultivés.

Une primo-domestication a pu se produire très tôt durant l'évolution de *M. acuminata*, comme en témoignent les caractères flavoniques primitifs exprimés chez les cultivars «Akondro Mainty» (AA) et «Cavendish» (AAA). Nous avons tenté un rapprochement avec *M. acuminata* ssp. *zebrina* ; l'étude enzymatique n'étaye pas cette présomption, toutefois la faiblesse de l'échantillonnage ne nous permet pas de l'infirmer catégoriquement. Une étude plus approfondie des différents types de *zebrina* et apparentés devrait éclaircir cette situation paradoxale.

Le groupe III de la classification enzymatique semble être le «berceau» des différents événements de domestication ; l'ensemble des variétés triploïdes (*acuminata* et hybrides) lui est lié, alors que le groupe II présente une spécialisation presque exclusivement diploïde.

La confrontation de cette observation avec les résultats obtenus par l'analyse du métabolisme anthocyanique nous amène à proposer le schéma général de domestication suivant :

Aucune des sous-espèces étudiées n'apparaît exclusivement liée aux variétés domestiquées. Les types sauvages coïncidant avec le groupe III sont des types non-classés à l'intérieur de sous-espèces, et sont vraisemblablement d'origines hybrides.

Au sein du groupe III, les cultivars de Papouasie-Nouvelle Guinée forment une structure relativement peu diversifiée. Comme le supposait SIMMONDS, on peut penser que ces types primitifs ont peuplé diverses régions de l'Asie du Sud-Est à une époque reculée. L'origine des bananiers à cuire AAB («Plantains», «Laknau», «Popoulu») est à rapporter à cette domestication ancienne.

Une diversification des cultivars AA, faible sur le plan génétique, plus importante sur le plan phénotypique, a pu ensuite se produire. Le pool génétique de base de ces cultivars est toujours dans le groupe III, mais rien ne permet de préciser si l'origine est une domestication de types sauvages plus évolués ou une introgression de ceux-ci sur les variétés cultivées. L'éradication des formes primitives est certainement due à une sélection humaine, n'ayant pas joué en Papouasie-Nouvelle Guinée. C'est seulement à partir de ces variétés évoluées que seraient apparus les bananiers doux AAA et AAB («Silk», «Pome/Prata»).

Parallèlement, la différenciation génétique s'est prolongée pour les cultivars diploïdes, l'introgression de sous-espèces sauvages particulières (*microcarpa, truncata*) apparaissant plus nette (groupe II).

Ce schéma vient compléter l'hypothèse de DE LANGHE sur l'ancienneté des cultivars «Plantains» en Afrique :

en effet, si leur apparition est antérieure à celle des triploïdes *acuminata*, il est fort possible qu'ils aient été dispersés hors de leur aire d'origine et aient atteint l'Afrique bien avant les cultivars AAA. Doit-on cependant voir une origine commune aux «Plantains», «Laknau» et «Popoulu» ? Morphologiquement, ils sont bien distincts, mais cette distinction pourrait n'être que le résultat d'une diversification secondaire à partir d'un même type hybride, tout comme des origines phylétiques différentes seraient possibles. Nos analyses n'ont pas permis de différencier ces sous-groupes en tant qu'unités taxonomiques, mais le niveau de performance technique atteint n'est pas optimal. Une analyse plus poussée serait nécessaire.

CONCLUSIONS

L'analyse des diversités polyphénoliques et enzymatiques a permis de mettre en évidence l'organisation génétique des bananiers, sauvages et cultivés. Les principales conclusions auxquelles nous avons abouties sont résumées dans le tableau 15.

Au niveau des variétés sauvages, l'étude chimiotaxonomique souligne un isolement reproductif des espèces (par stérilité des hybrides) et des sous-espèces. Au niveau des sous-espèces de *M. acuminata*, cette compartimentation avait déjà été suggérée par la taxonomie morphologique classique ; cependant, le maintien d'une compartimentation pour des caractères phénotypiques pouvait être expliquée par des pressions de sélection ; par contre, pour des marqueurs génétiques non soumis à sélection, comme les isozymes, cela nécessite des taux de migrations efficaces excessivement faibles entre sous-populations. L'hypothèse d'une compartimentation par isolement géographique apparaît donc la plus probable.

Le rôle du génome B dans les cultivars hybrides a jusqu'à présent été limité à des caractéristiques générales de vigueur. L'existence d'une diversité non négligeable chez *M. balbisiana*, révélée par l'analyse enzymatique, justifierait une réévaluation de ce rôle, et de l'importance que l'on doit accorder au polymorphisme chez *M. balbisiana* dans les programmes d'amélioration des variétés hybrides.

TABLEAU 15 - Résumé des conclusions.

M. acuminata sp. et *M. balbisiana* sp.
- Existence de marqueurs diagnostics des espèces.
- Isolement reproductif des espèces.
- Existence d'une diversité non négligeable chez *M. balbisiana.*
- Compartimentation des sous-espèces *M. acuminata* par isolement géographique.

Domestication.
- Confirmation de l'origine *M. acuminata* et *M. balbisiana* des cultivars, mais l'intervention d'autres espèces ne peut être exclue sans l'analyse de celles-ci.
- Existence de différentes étapes de domestication parallèlement à l'évolution chez *M. acuminata.*
- La domestication a opéré sur une base génétique réduite : existence de ressources génétiques inexploitées au niveau du germplasm sauvage.

Classification.
- Intérêt de l'électrophorèse pour la classification en groupes de constitution génomique et en sous-groupes. Applications pour la gestion des collections et la sélection.

La domestication de l'espèce *M. acuminata* s'est faite sur une base génétique étroite relativement à la diversité du germplasm sauvage. Une origine monophylétique est peu envisageable, et la domestication apparaît davantage comme un phénomène dynamique, parallèle à l'évolution des bananiers sauvages, avec un enrichissement progressif en structures génétiques nouvelles.

Comme outil de classification, l'électrophorèse enzymatique est très performante pour diagnostiquer la constitution génomique des variétés et semble applicable à la discrimination des sous-groupes ; cette technique, d'application simple et précoce dans le développement de la plante, s'avère d'un intérêt certain comme appui pour les hybridations et la sélection, de même que dans la gestion des collections (en association avec l'analyse morphotaxonomique).

Au niveau de la discrimination des variétés, son application est moins évidente. JARRET et LITZ (1986 b), bien qu'ayant utilisé un plus grand nombre de systèmes enzymatiques, n'ont pu discriminer différents mutants du sous-groupe «Cavendish». On notera cependant que la potentialité des systèmes enzymatiques les plus complexes (EST, TTO, PPO) n'a pas été évaluée.

Les caractéristiques morphophysiologiques discriminantes ne concernent qu'un petit nombre de caractères et la multiplicité de leurs états n'est pas une traduction de la diversité génétique. Au niveau des marqueurs chimiotaxonomiques que nous avons utilisés, les phénotypes anthocyaniques se sont révélés dans plusieurs cas complémentaires du marquage enzymatique pour aboutir à une discrimination variétale. Ainsi, l'identification variétale se doit d'utiliser plusieurs techniques pour atteindre son optimum : plusieurs voies sont encore ouvertes, notamment l'utilisation du polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP), mais une description variétale complète devrait s'appuyer sur l'ensemble des méthodes descriptives disponibles.

PERSPECTIVES

La domestication des bananiers est ancienne. Elle n'a cependant porté que sur un sous-ensemble des types *acuminata*. La richesse génétique de l'espèce n'a été que partiellement exploitée et l'ensemble des bananiers cultivés montre une diversité génétique réduite.

L'amélioration des variétés diploïdes devrait pouvoir tirer parti de combinaisons génétiques nouvelles incluant des types sauvages «périphériques» au pool domestiqué, non seulement pour le transfert de gènes de résistance (ce qui est déjà intégré aux programmes de sélection), mais également dans une optique d'accroissement de la vigueur hybride. La corrélation entre hétérosis et diversité génétique a été principalement observée chez le maïs (voir : LEFORT-BUSON, 1985, pour revue) ; l'hétérosis s'accroît avec la distance génétique entre géniteurs jusqu'à un maximum de divergence après lequel le déséquilibre des structures génétiques devient préjudiciable. Ce type d'analyse est difficilement réalisable chez les bananiers, en raison des surfaces culturales dont il faudrait disposer. Cependant, de nombreuses hybridations ont été réalisées par le passé et il serait intéressant d'en faire la synthèse, conjointement à une étude de la diversité des géniteurs utilisés ; l'estimation d'un niveau de divergence optimal autoriserait peut-être alors une prédiction de l'hétérosis.

La préservation de la diversité génétique des bananiers cultivés apparaît menacée. Le maintien des types diploïdes particuliers à la Papouasie-Nouvelle Guinée n'est pas assuré à long terme, du fait de leur remplacement progressif par des types plus vigoureux, tels des triploïdes ABB. Une telle situation n'est certainement pas unique et l'homogénéisation des cultures tend à court terme à la perte de variétés potentiellement intéressantes. Il devient urgent d'organiser des prospections visant à sauvegarder ces variétés. Sous l'égide de l'INIBAP et de l'IBPGR, des stratégies de collections ont été organisées. Une première mission de collecte de matériel végétal original (sauvage et cultivé) a été réalisée en Papouasie-Nouvelle Guinée (SHARROCK, 1988 ; TEZENAS DU MONTCEL, 1988). Ces objectifs devraient être poursuivis, et orientés vers des zones géographiques peu connues quant à leur potentiel de diversité (Indonésie, Laos, Cambodge, Vietnam, Birmanie, Assam, Chine, Afrique de l'Est).

L'utilisation des marqueurs polyphénoliques et enzymatiques a éclairé l'organisation génétique des bananiers. Ce type d'analyse, intégré dans les programmes de prospections, permettrait de situer les accessions nouvelles vis-à-vis des collections existantes et d'étudier leur originalité.

Par ailleurs, l'outil enzymatique est d'ores et déjà applicable en routine comme marqueur dans la classification (groupes génomiques et sous-groupes) et dans les programmes d'hybridation (inter ou intra-spécifique). L'identification variétale n'a pas été directement abordée dans ce mémoire ; il apparaît cependant peu probable que le marquage enzymatique à lui seul suffise. A court terme, cependant, l'étude systématique du polymorphisme enzymatique associé à l'évaluation morphologique, permettra une gestion plus aisée des collections, et l'élimination des variétés redondantes.

L'étude de la diversité génétique au travers des marqueurs biochimiques ouvre de nouvelles perspectives prometteuses à l'étude des bananiers.

Il est souhaitable qu'à l'avenir on puisse disposer d'un plus large échantillonnage de types sauvages d'origines variées. L'étude de ceux-ci permettra à la fois une plus grande compréhension de l'organisation génétique des bananiers cultivés et une meilleure estimation des ressources génétiques disponibles.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSEN (O.M.) et FRANCIS (G.W.). 1985.
Simultaneous analysis of anthocyanins and anthocyanidins on cellulose thin layers.
J. Chromatogr., 318, 450-454.

ANONYME. 1987.
International network for the improvement of banana and plantain.
Annual Report, 1987, 6 p.

ALLEN (P.H.). 1965.
Annotated index of the Philippines *Musaceae*.
Philippines Agriculture, 49, 320-411.

ARDOUIN (P.), FIASSON (J.L.), JAY (M.), LUMARET (R.) et HUBAC (J.M.). 1985.
Chemical diversification within the *Dactylis glomerata* L. polyploid complex (Graminae).
in : *Genetic differentiation and dispersal in plants. JACQUARD et al. eds. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg*, p. 3-15.

ARDOUIN (P.), JAY (M.) et LUMARET (R.). 1987.
Etude d'une situation de sympatrie entre diploïdes et tétraploïdes de *Dactylis glomerata* (Graminae), sur la base du polymorphisme enzymatique et phénolique.
Can. J. Bot., 65, 526-531.

ARGENT (G.C.G.). 1976.
The wild bananas of Papua New-Guinea.
Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 35, 77-114.

AYALA (J.A.). 1982.
Biologie moléculaire et évolution.
Masson Ed., Paris

BAHRMAN (N.), JAY (M.) et GORENFLOT (R.). 1985.
Apport à la connaissance chimiosystématique de quelques espèces du genre *Chenopodium* L.
Bull. Soc. Bot. Fr., 132, Lettres Bot., 2, 107-113.

BENZECRI (J.P.). 1973.
L'analyse des données.
Tome 2 : L'analyse des correspondances.
Dunod Ed., Paris, 616 p.

BONNER (J.W.), WARNER (R.M.) et BREWBAKER (J.L.). 1974.
A chemosystematic study of *Musa* cultivars.
HortScience, 9, 325-328.

BROWN (A.H.D.) et WEIR (B.S.). 1983.
Measuring genetic variability in plant populations.
In : *Isozymes in plant genetics and breeding - Part A. TANKSLEY S.D. and ORTON T.J. Eds. Elsevier, Amsterdam*, p. 219-239.

CHAMPION (J.). 1963.
Le Bananier.
G.P. Maisonneuve et Larose eds., Paris, 262 p.

CHAMPION (J.). 1967.
Les bananiers et leur culture.
I.- Botanique et génétique.
IFAC Eds., Paris, 214 p.

CHEESMAN (E.E.). 1947.
Classification of the bananas.
II.- The genus *Musa* L.
Kew Bull., 2, 106-117.

CHEESMAN (E.E.). 1948.
Classification of the bananas.
III.- Critical notes on the species *M. paradisiaca, M. sapientum*.
Kew Bull., 2, 145-153.

COLLINS (F.W.), DE LUCA (V.), IBRAHIM (R.K.), VOIRIN (B.) et JAY (M.). 1981.
Polymethylated flavonols of *Chrysosplenium americanum*.
I.- Identification and enzymatic synthesis.
Z. Naturforsch., 36c, 730-736.

DAMERVAL (C.) et DE VIENNE (D.). 1985.
Divergence morphologique et divergence moléculaire.
I.- Apport des marqueurs protéiques.
in : *Les distances génétiques. Estimations et Applications. LEFORT-BUSON M. et DE VIENNE D. eds., INRA, Paris*, p. 61-80.

DE LANGHE (E.A.). 1976.
Pourquoi l'amélioration génétique du plantain n'est-elle pas actuellement réalisable ?
Fruits, 31 (9), 537-539.

DE LANGHE (E.A.). 1986.
Summary of discussions and recommandations.
in : *Banana and plantain breeding strategies. Proceedings of an International Workshop held at Cairns, Australia, 13-17 october 1986. PERSLEY G.J. and DE LANGHE E.A. eds.*, p. 9-17.

DE LANGHE (E.) et DEVREUX (M.). 1960.
Une sous-espèce nouvelle de *Musa acuminata* COLLA.
Bull. Jard. Bot. Brux., 30, 355-388.

DESSAUW (D.). 1987.
Etude des facteurs de stérilité du bananier (*Musa* spp.) et des relations cytotaxinomiques entre *M. acuminata* COLLA et *M. balbisiana* COLLA.
Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud, Orsay, France, 162 p.

FIASSON (J.L.), ARDOUIN (P.) et JAY (M.). 1987.
A phylogenetic groundplan of the specific complex *Dactylis glomerata*.
Bioch. Syst. Ecol., 15, 224-229.

FOUCHER (J.F.). 1988.
CSTAT : logiciel de traitements statistiques de données sur micro-ordinateurs, Orienté dépouillement d'enquêtes.
Manuel utilisateur, Service informatique CIRAD Ed., Montpellier, France, 142 p.

GANRY (J.). 1988.
Amélioration génétique des bananiers cultivés pour les consommations locales et pour l'exportation.
Rapport final CCE. Contrat TSD.076.F, 21 p.

GLUCHOFF-FIASSON (K.) et JAY (M.). 1987.
Discriminative flavonoid patterns within a preliminary collection of the *Setaria italica* specific complex.
Biochem. Syst. Ecol., 15, 581-586.

GOTTSBERGER (G.) et GOTTLIEB (O.R.). 1981.
Blue flower pigmentation and evolutionary advancement.
Bioch. Syst. Ecol., 9, 13-18.

GREGORIUS (H.R.). 1984.
A unique genetic distance.
Biometrical J., 26, 13-18.

GREGORIUS (H.R.) et ROBERDS (J.H.). 1986.
Measurement of genetical differentiation among subpopulations.
Theor. Appl. Genet., 71, 826-834.

HARBORNE (J.B.). 1973.
Phytochemical methods.
Chapman and Hall ed., London.

HARBORNE (J.B.). 1977.
Flavonoids and the evolution of angiosperms.
Bioch. Syst. Ecol., 5, 7-22.

HARBORNE (J.B.), BOARDLEY (M.), FROST (S.) et HOLM (G.). 1986.
The flavonoids in leaves of diploid *Triticum* species (*Gramineae*).
Pl. Syst. Evol., 154, 251-257.

HARBORNE (J.B.), MABRY (T.J.) et MABRY (H.). 1975.
The flavonoids.
Chapman and Hall ed. London.

HEURSEL (J.) et HORN (W.). 1977.
A hypothesis on the inheritance of flower colours and flavonoids in *Rhododendron simsii* PLANCH.
Z. Pflanzenzüchtg., 79, 238-249.

HUNTER (R.L.) et MARKERT (C.L.). 1957.
Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels.
Science, 125, 1294-1295.

IBRAHIM (R.K.), DE LUCA (V.), JAY (M.) et VOIRIN (B.). 1982.
Polymethylated flavonol synthesis is catalysed by distinct 0-methyl-transferases.
Naturwissenschaften, 69, S. 41.

JARRET (R.L.). 1987.
Biochemical/genetic markers and their uses in the genus *Musa*.
in : *PERSLEY G.J. and DE LANGHE (E.) eds. Banana and plantain breeding strategies, ACIAR Proceedings*, N° 21, p. 182-186.

JARRET (R.L.) et LITZ (R.E.). 1986 a.
Enzyme polymorphism in *Musa acuminata* COLLA.
J. Hered., 77, 183-186.

JARRET (R.L.) et LITZ (R.E.). 1986 b.
Isozymes as genetic markers in bananas and plantains.
Euphytica, 35, 539-549.

MARKERT (C.L.). et MOLLER (F.). 1959.
Multiple forms of enzymes : tissue onto genetic and species specific patterns.
Proc. Nat. Acad. Sci., 45, 753-763.

MASTENBROEK (O.) et VAN BREDERODE (J.). 1986.
The possible evolution of *Silene pratensis* as deduced from present day variation patterns.
Bioch. Syst. Ecol., 14, 165-181.

MEIJER (W.). 1961.
Notes on wild species of *Musa* from Sumatra.
Acta Bot. Neerl., 10, 248-256.

MONTGOMERY (M.W.) et SCARBIERI (V.C.). 1975.
Isoenzymes of banana polyphenoloxydases.
Phytochemistry, 14, 1245-1249.

NICAUD (G.). 1986.
Banane : des marchés «organisés».
Le Figaro économique, 21 mars 1986.

OLLITRAULT (P.). 1987.
Evaluation génétique des sorghos cultivés (*Sorghum bicolor* L. MOENCH) par l'analyse conjointe des diversités enzymatique et morphophysiologique. Relations avec les sorghos sauvages.
Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud, Orsay, France, 205 p.

PERNES (J.). 1984 a
Gestion des ressources génétiques des plantes.
1.- Monographies.
Lavoisier ed., Paris, 211 p.

PERNES (J.). 1984 b.
Gestion des ressources génétiques des plantes.
2.- Manuel
Lavoisier ed., Paris, 346 p.

RICHARDSON (P.M.) et YOUNG (D.A.). 1982.
The phylogenic content of flavonoid point scores.
Bioch. Syst. Ecol., 10, 251-255.

RIVERA (F.N.). 1983.
Protein banding patterns among Philippines cooking bananas and their wild parents (*Musa* species).
Paradisiaca, 6, 7-12.

SALEH (N.A.M.). 1979.
The biosynthesis of flavonoid glycosides and their importance in chemosystematics.
Bioch. Syst. Ecol., 7, 37-45.

SCOGIN (R.) et FREEMAN (C.E.). 1987.
Floral anthocyanins of the genus *Pentsemon* : correlations with taxonomy and pollination.
Bioch. Syst. Ecol., 15, 355-360.

SHARROCK (S.). 1988.
Prospecting and collecting in Papua New Guinea : results of one collecting mission and thoughts for the future.
Workshop on identification of genetic diversity in the genus Musa, 5-10 sept. 1988, Los Banos, Philippines, 11 p.

SHEPHERD (K.). 1964.
A new species of bananas.
Kew Bull., 17, 461-463.

SHEPHERD (K.). 1983.
Genetic improvement in bananas.
1° Simposio sobre Bananeira prata, Esperitu Santo, Brazil, 17 p.

SHEPHERD (K.). 1987.
Translocations in *Musa acuminata*.
Non publié, 3 p.

SHEPHERD (K.). 1988.
Observations on *Musa* taxonomy.
Workshop on identification of genetic diversity in the genus Musa, 5-10 sept. 1988, Los Banos, Philippines, 8 p.

SIMMONDS (N.W.). 1954 a.
Anthocyanins in bananas.
Nature, Lond., 173, 402-403.

SIMMONDS (N.W.). 1954 b.
Anthocyanins in bananas.
Ann. Bot. Lond. N.S., 18, 471-482.

SIMMONDS (N.W.). 1956 a.
Botanical results of the banana collecting expedition 1954-1955.
Kew Bull., 11, 463-489.

SIMMONDS (N.W.). 1956 b.
A banana collecting expedition to South East Asia and the Pacific.
Trop. Agriculture Trin., 33, 251-271.

SIMMONDS (N.W.). 1962.
The evolution of the bananas.
Longmans ed., London, 170 p.

SIMMONDS (N.W.). 1966.
Bananas.
Longmans ed., London, 512 p.

SIMMONDS (N.W.). 1983.
Classification and breeding of the bananas.
IRAZ/IRDC Banana Workshop, November 1983, Burundi, 10 p.

SIMMONDS (N.W.) et SHEPHERD (K.). 1952.
An asian banana (*Musa acuminata*) in Pemba, Zanzibar Protectorate.
Nature, Lond., 169, 507-509.

SIMMONDS (N.W.) et SHEPHERD (K.). 1955.
The taxonomy and origins of the cultivated bananas.
J. Linn. Soc. Lond. Bot., 55, 302-312.

SIMPSON (M.J.A.) et WITHERS (L.A.). 1986.
Characterization of plant genetic resources using isozyme electrophoresis : a guide to litterature.
IBPGR Ed., Rome, 102 p.

SMITHIES (O.). 1955.
Zone electrophoresis in starch gels.
Biochem. J., 61, 629-641.

STOVER (R.H.) et BUDDENHAGEN (I.W.). 1986.
Banana breeding : polyploidy, disease resistance and productivity.
Fruits, 41 (3), 175-191.

SWAIN (T.). 1975.
Evolution of flavonoid compounds.
in : *The flavonoids. MABRY T.J. et al. eds., Chapman and Hall, London*, p. 1096-1129.

TANKSLEY (S.D.) et ORTON (T.J.). 1983.
Isozymes in plant genetics and breeding. Part. A.
Elsevier, Amsterdam, 516 p.

TEZENAS DU MONTCEL (H.). 1988.
Musa acuminata subspecies *banksii* : status and diversity.
Workshop on identification of the genetic diversity in the genus Musa, 5-10 Sept. 1988, Los Banos, Philippines, 10 p.

TRONCHET (J.). 1971.
Effets de traumatismes sur la peau des bananes. Disparition des flavonols.
Plantes médicinales et Phytothérapie, 5, 147-153.

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

VALLEJOS (C.E.). 1983.
Enzyme activity staining.
in : *Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. TANKSLEY S.D. and ORTON T.J. eds. Elsevier, Amsterdam*, p. 469-516.

WIERING (H.). 1974.
Genetics of flower colour in *Petunia hybrida* HORT.
Genen Phaenen., 17, 117-134.

WILLIAMS (C.A.) et HARBORNE (J.B.). 1977.
The leaf flavonoids in the zingiberales.
Bioch. Syst. Ecol., 5, 221-224.

YOUNG (D.A.) et STERNER (R.W.). 1981.
Leaf flavonoids of primitive dicotyledonous angiosperms : *Degeneria vitiensis* and *Idiospermum australiense*.
Bioch. Syst. Ecol., 9, 185-187.

ZAFERA (A.R.). 1982.
Weiter Untersuchungen an Didiereaceen. 5 Teil.
Recherches chimiosystématiques sur les flavonoïdes des Didiéracées.
Trop. und Subtrop. Pflanzenwelt, 37, 339-358.

INRA

IRFA

L'AVOCATIER EN CORSE

par Robert VOGEL
Docteur ès Sciences, Ingénieur IRFA,
Station de Recherche agronomique (INRA-IRFA) - San Giuliano

Les premiers avocatiers greffés ont été introduits en Corse par l'IRFA (Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes) en 1957 et une importante collection variétale a été constituée à la Station de Recherche agronomique de San Giuliano à partir de 1959. (VOGEL, 1962). Au cours de ces 30 années, il a été possible de sélectionner les variétés ayant à la fois le meilleur comportement dans les conditions écologiques locales, les plus productives et celles dont les fruits étaient les mieux adaptés aux exigences du consommateur européen.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
CENTRE DE RECHERCHES DE CORSE
SAN GIULIANO - 20230 SAN NICOLAO