

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Sciences agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau
Portée par

Unité de recherche UPR GECO

Présentée par Manon RAPETTI
Le 9 mars 2022

Sous la direction de Marc Dorel

Traits fonctionnels et performances agronomiques de cultivars
de bananiers en conditions de culture suboptimales.
Identification de cultivars de bananiers adaptés à des systèmes
de culture intensifiés écologiquement sans intrants chimiques

Devant le jury composé de

Bruno DELVAUX, Professeur, Université catholique de Louvain

Jean ROGER ESTRADÉ, Professeur, AgroParisTech

Alexandra JULLIEN, Professeure, AgroParisTech

Aurélié METAY, Professeure, Montpellier SupAgro

Marc DOREL, Directeur de recherche, CIRAD

Jean-Marc DEBOIN, Directeur de Vitropic,

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Directeur de thèse

Invité



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER





AVANT PROPOS

Cette thèse s'est faite dans le cadre d'un dispositif Cifre (Conventions Industrielles de Formation par la REcherche) mise en œuvre par l'ANRT (Agence Nationale Recherche Technologie).

La thèse a été portée par l'entreprise Vitropic et accueillie par l'UPR GECO du CIRAD. La thèse a été réalisée sur la station Cirad de Neufchâteau, en Guadeloupe. Les expérimentations ont bénéficié d'un financement de l'Union Européenne dans le cadre du projet « Rivage 2 » (projet FEDER Guadeloupe).

Cette thèse a été dirigée par Marc Dorel, chercheur au Cirad, et co-encadrée par Yannick Lamagnere, directeur de production à Vitropic.

Elle a bénéficié des conseils avisés des membres du comité de thèse Elena Kazakou, Alexandra Jullien, Gaelle Damour, Philippe Tixier et Yannick Lamagnere.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Ce travail de thèse a fait l'objet de plusieurs communications scientifiques :

- Une présentation orale au 16^{ème} congrès de l'ESA (European Society of Agronomy) 2020

Rapetti Manon, Lamagnere Yannick, Ramassamy Régis and Marc Dorel. **Using trait-based approach to select banana varieties adapted to agroecological crop system.** 16th ESA Congress, 1-4 september 2020, Sevilla, Spain.

- Un article publié dans Agronomy

Rapetti Manon and Marc Dorel. **Bunch Weight Determination in Relation to the Source-Sink Balance in 12 Cavendish Banana Cultivars.** Agronomy 2022, 12, 333.
<https://doi.org/10.3390/agronomy12020333>

- Un article qui sera soumis à Experimental Agriculture

Rapetti Manon, Ramassamy Régis, Truc Cyril and Marc Dorel. **Assessing the yield of 12 Cavendish cultivars in different suboptimal cropping conditions : severe defoliation and/or low nitrogen**

- Un poster qui sera présenté lors du 31^{ème} congrès de l'IHC (International Horticultural Congress) 2022 se tenant à Angers (France)

Rapetti Manon, Ramassamy Régis and Marc Dorel. **Identification of promising dessert banana cultivars for cropping system without chemical input.**

REMERCIEMENTS

Je remercie d'abord ceux qui m'ont proposé cette thèse et m'ont permis de la réaliser : mon directeur de thèse Marc Dorel, et le directeur de Vitropic, Jean-Marc Deboin. Merci Marc de m'avoir accompagné avant et pendant mon doctorat. Je te remercie également pour ton encadrement, sur le terrain et sur le plan scientifique, et pour m'avoir transmis tes connaissances sur l'agronomie du bananier. Jean-Marc, merci de m'avoir permis de réaliser cette thèse et surtout de la conduire dans les meilleures conditions possibles ! Je remercie également Jean-Michel Risède, ancien directeur de l'UPR GECO, et Luc de Lapeyre, directeur de l'UPR GECO, de m'avoir permis d'effectuer ma thèse au sein de l'UPR GECO.

Je remercie également Guillaume Block de Fribert, propriétaire de la bananeraie de Bois-Debout, pour avoir accueilli un de mes essais sur sa plantation et m'avoir permis de le mener à bien.

Mes remerciements vont ensuite à Yannick Lamagnere, pour son encadrement, et toute l'équipe de Vitropic pour m'avoir accueillie ces derniers mois à Montpellier pour finir de rédiger ma thèse et préparer ma soutenance. Merci également à l'équipe de production qui a fabriqué les plants de mes essais.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury de thèse, Bruno Delvaux, Jean Roger Estrade, Alexandra Jullien et Aurélie Metay pour avoir évalué mon travail, ainsi que pour la discussion et les conseils donnés lors de la soutenance. Merci à Bruno Delvaux et Jean Roger Estrade d'avoir bien voulu être les rapporteurs lors de ma soutenance.

Mes remerciements vont également à tous ceux et celles qui se sont rendus disponibles pour répondre à mes questions et partager leurs connaissances. Un grand merci aux chercheurs de Neufchâteau : Elodie Dorey, Lucille Toniutti, Frédéric Salmon, Mathieu Lechaudel, que j'ai sollicité au cours de ma thèse, notamment pour la conception des protocoles, pour l'analyse de mes données et pour l'interprétation de certains de mes résultats. Merci également aux taxonomistes, Xavier Perrier, Christophe Jenny pour leur lumière sur la taxonomie complexe des bananiers Cavendish, ainsi qu'à Kodjo Tomekpe pour nos échanges intéressants autour de la diversité variétale des bananiers. Enfin merci aux membres du LPG (Les Producteurs de Guadeloupe) que j'ai sollicité pour mieux connaître les enjeux et les pratiques de la culture de la banane dessert en Guadeloupe, pour leur transfert de connaissance.

Je remercie également les membres de mon comité de pilotage pour m'avoir conseillée et avoir éclairé mon raisonnement tout au long de la thèse, et particulièrement à Gaelle Damour, Philippe Tixier et Alexandra Jullien qui m'ont beaucoup apporté dans la compréhension de mon sujet de thèse et l'analyse de mes résultats.

A posteriori, je me rends compte de l'importance de l'équipe et de l'entourage professionnel pour mener à bien un doctorat, et je mesure la chance que j'ai eue d'être aussi bien entourée !

Déjà, un grand merci à Régis Ramassamy, qui a pris soin de mes essais avec beaucoup de rigueur et a participé à toute les récoltes de données au champ (surtout les plus rébarbatives...). Je te remercie pour ton aide précieuse et ton implication dans ce travail !

Merci également à Dimitri Ramdaya et Emile Saint-Marc, qui ont participé à l'entretien des parcelles, et surtout à la récolte de mes régimes en pleine crise sanitaire ! Mille mercis pour cette période difficile, sans votre aide j'aurais perdu les données de mon premier cycle !

Je remercie aussi Rony Saint-Hilaire, Mylène Ramassamy, Laura Brudey et Kelly Lakhia qui m'ont prêté mains fortes durant la thèse. De manière générale, je remercie toute l'équipe GECHO en Guadeloupe pour leur aide et leur disponibilité depuis mon arrivée là-bas.

Et bien sûr, Henri Gorioux et Cyril Truc pour leur travail sérieux et le jeu de donnée dense que leurs stages m'ont permis d'acquérir. Merci Henri de ta présence et ton travail pendant le premier confinement, qui a été indispensable au bon déroulé de mes essais durant cette période délicate. Et merci Cyril pour ton implication dans mes essais, aussi bien au champ, qu'au laboratoire ou dans le conteneur réfrigéré !

Je remercie de nouveau Régis Ramassamy et Cyril Truc, pour le temps passé à réaliser les cartes d'impacts racinaires sur des profils de sol. Cette expérimentation fut longue, laborieuse et a été saluée à plusieurs reprises lors de ma soutenance de thèse par les membres du jury. Le mérite de ce travail et les compliments associés vous reviennent.

Enfin, un petit mot aux collègues et amis qui sont ou sont passés dans les bâtiments Ganry et Fhlor et qui ont rendu la vie au bureau plus agréable.

Ensuite, il y a tous les « à-côtés » du doctorat, qui permettent de rendre l'aventure moins difficile à traverser...

Mes remerciements vont bien sûr à tous mes amis de Guadeloupe. Ce sera difficile de citer tous ceux de qui j'ai croisé le chemin ces dernières années et qui m'ont tant apporté sur le plan personnel... Mais déjà les essentiels et intemporels ! Mes supers coloc : Claiwou, Matthias, Anne-Lise, Amélie... et par extension, toute l'équipe de copains : Marie, Kalou, Anita, Marine, Alex, Clément... qui ont été là pour me soutenir dans les périodes difficiles (et il y en a eu...) autant que pour partager de supers moments de convivialité ! J'ai également une grosse pensée pour les copains de botanique, les copains de St Phi et assimilés, les copines de brunch : Dodo, Nono, Toni, July, Pauline, Isa... Ainsi que mes amis Irina, Guilhem et Diane. Merci pour tout les copains !

Merci aussi aux amis de longues dates, toujours présents malgré la distance et toujours source de soutien ! Kimy, Marion, les Mathildes, Aurélie, Nanas... Une attention particulière à ma chère Caly, fidèle amie depuis Angers, qui n'a jamais cessé de m'épauler durant tout le chemin parcouru... J'espère que nous pourrons fêter bientôt ensemble nos doctorats !

Yékri !!!... Yékra !!!... On bèl mési a tout moun ki bokanté avè mwen kilti a gwadloupéyen, ki fé ké, an pasé an bèl moman an péyi gwadloup-la. Vwazen anmwen : Mounia, Marina, Igo é tout moun KONKAKO. Moun a SEK SI AN PO, ki apwann mwen maji a kannaval-la é pouvwa a mas-la. Asosiyasyon GWADANKA avé Gégé, Fabi, Nikèz, lé mizisyen é dansèz ayo, ki transmèt mwen Gwo Ka-la é le kod a Wond-a Léwoz. Yé mistikri !!!... Yé mistikra !!!... Mési onpil a zot tout, é tout moun ké anpa maké, pou akèy é byenvéyans a zot banmwen. Zot tout fé ké pasaj anmwen an Gwadloup-la, touné en voyaj kiltirèl é imen. Mési a tambou-la pour rann travay-la an ka fé-la, pli fasil a sipoté.

Je remercie également à ma famille, qui ne comprend pas toujours ce que je fais, mais qui m'a toujours soutenue et encouragée.

Et enfin, merci à toi Pierrick pour ta présence à mes côtés depuis le début, tes encouragements et ta bienveillance. Merci de m'avoir rejoint en Guadeloupe pour ma dernière année de thèse, de m'avoir soutenue et d'avoir été aux petits soins avec moi. A nos nouvelles aventures...

Table des matières

LISTE DES FIGURES	11
LISTE DES TABLEAUX	12
LISTE DES ABBREVIATIONS	13
Introduction générale	15
CONTEXTE DE L'ETUDE ET REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	17
I- Contexte de l'étude : La culture du bananier dessert pour l'exportation dans les Antilles françaises	18
A- Présentation des bananiers du groupe Cavendish (taxonomie, description, production)	18
1) Taxonomie	18
2) Description de la plante	19
3) Cycle de vie du bananier en bananeraie commerciale	21
B- La performance agronomique du bananier Cavendish	22
1) Rendement et composantes du rendement	22
2) Facilité de conduite au champ	23
C- Evolution des pratiques agricoles dans les bananeraies des Antilles françaises	23
1) Remise en cause de la culture conventionnelle intensive	23
2) Cercosporiose et effeuillage sanitaire	27
3) Maintien d'un couvert végétal dans les bananeraies pour maîtriser les adventices et apporter de la diversité fonctionnelle dans les systèmes	28
4) Utilisation d'engrais organiques avec de l'azote plutôt que d'engrais azotés minéraux	28
II- Présentation des mécanismes impliqués dans la performance agronomique des bananiers avec un effeuillage sévère/avec des ressources azotées limitées	30
A- Les relations source-puits chez le bananier	30
1) Définitions et présentation	30
2) Relations source-puits et performance agronomique	31
B- Acquisition de l'azote par la plante	33
1) Le système racinaire du bananier	33
2) Prélèvement de l'azote par la plante et relation entre le système racinaire et la biomasse aérienne	34
C- Mécanismes de tolérance	35
1) Tolérance à une diminution de la force source	36
2) Tolérance à des ressources azotées limitées	36
III- L'évaluation des cultivars de Cavendish : analyse bibliographique et proposition d'une nouvelle approche	38
A- Analyse bibliographique des études comparant les cultivars de Cavendish : de 1960 à aujourd'hui	38
1) Méthode utilisée	38
2) Contexte et critères d'évaluation des études	38
3) Résultats de ces études : Grande Naine et Williams sont les cultivars les plus performants pour l'export	41
4) Limites de ces études pour sélectionner des cultivars performants dans des conditions suboptimales	41
B- Proposition d'une nouvelle approche de caractérisation des cultivars de Cavendish	42
1) Nouvelle interprétation des connaissances existantes	42
2) Revoir les « traits » pour la sélection : utilisation d'une approche par traits fonctionnels	44
PROBLEMATIQUE, HYPOTHESES ET DEMARCHE EXPERIMENTALE	47
I- Problématique et questions de recherche	48
II- Hypothèses de recherche	49
A- Hypothèses sur les différences de rapport source-puits et d'acquisition des ressources azotées des cultivars	49

B- Hypothèses sur la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et sur les cultivars performants avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées	49
III- Démarche expérimentale	52
A- Stratégie utilisée et variables mesurées	52
B- Choix des cultivars	53
C- Dispositif expérimental	54

CHAPITRE 1 : DESCRIPTION DES CULTIVARS AVEC DES TRAITS ASSOCIES A LEUR RAPPORT SOURCE-PUITS ET ETUDE DU DETERMINISME DU POIDS DU REGIME PAR LES RAPPORTS

SOURCE-PUITS	57
Bunch weight determination in relation to the source-sink balance in 12 Cavendish banana cultivars	58
Abstract	58
Introduction	59
Materials and methods	60
Experimental design and growing conditions	60
Cultivars	61
Measurements	62
Plant phenology and morphology	62
Bunch characteristics	62
Bunch weight determination	62
Statistical analysis	63
Results	63
Climatic conditions of the experiment	63
Multivariate analysis of descriptive variables	63
First cycle	63
Second cycle	64
Bunch characteristics and cycle duration	65
Fruit number determination according to the fruit number/ALA _{fi} ratio	66
Biomass allocated to the bunch: source-sink balance, carbohydrate resources and bunch-sucker biomass partitioning	67
Discussion	69
Bunch weight in source- vs sink-limiting conditions	69
Bunch weight and fruit number determination	70
Conclusion	71

CHAPITRE 2 : DESCRIPTION DES CULTIVARS AVEC DES TRAITS ASSOCIES AUX RELATIONS SOURCE-PUITS ET A L'ACQUISITION DES RESSOURCES AZOTEES DANS LE BUT DE PREDIRE LA PERFORMANCE AGRONOMIQUE DES CULTIVARS DANS DES CONDITIONS DE CULTURE SUBOPTIMALES.....

Description des cultivars avec des traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources azotées, dans le but de prédire la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales	74
Introduction	74
Matériel and méthode	75
Dispositif expérimental de l'essai de Neufchâteau et conditions climatiques	75
Cultivars étudiés	76
Mesure des traits	76
Morphologie	76
Composantes du rendement	76
Traits associés aux relations source-puits	76
Traits associés à l'acquisition des ressources minérales	78
Analyses statistiques	80

Résultats	80
Morphologie des cultivars	80
Composantes du rendement	81
Relation source-puit et Ind_{fw}	82
Caractéristiques du système racinaire.....	83
Acquisition des ressources minérales.....	84
Discussion et conclusion	84
Rapport TELA/NF	84
Acquisition des ressources minérales.....	85
Conclusion	86

CHAPITRE 3 : EVALUATION DE LA PERFORMANCE AGRONOMIQUE DES CULTIVARS DANS DES CONDITIONS DE CULTURE SUBOPTIMALES ET CONTRASTEES. MESURE DU RENDEMENT ET DES COMPOSANTES DU RENDEMENT.87

Assessing the yield of 12 Cavendish cultivars in different suboptimal cropping conditions : severe deleafing and/or low nitrogen	88
Abstract	88
Introduction	89
Material and methods	90
Experimental design and growing conditions.....	90
Description of L+ and L- itineraries	90
Description of N+ and N- itineraries	91
Aim of each elementary plot.....	91
Planting material.....	91
Measurements.....	92
Morphological characteristics.....	92
Yield and yield components	92
Relative differences with the potential	92
Validation of the difference between L+ and L- and between N+ and N-	93
Statistics.....	93
Results	94
Morphological characteristics of the cultivars in each plot.....	94
Yield and yield components in each plot	94
Relative differences with the potential (Diff L, Diff N and Diff LN).....	96
Difference with N+L- (Diff L)	96
Difference with N-L+ (Diff N).....	97
Difference with N-L- (Diff LN).....	97
Discussion and conclusion	98
Supplementary informations	100

CHAPITRE 4 : EVALUATION DE LA PERFORMANCE AGRONOMIQUE DES CULTIVARS DANS DES CONDITIONS DE CULTURE SUBOPTIMALES ET CONTRASTEES. MESURE DE LA QUALITE DES FRUITS ET DES REGIMES.....101

Evaluation de la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et contrastées. Mesure de la qualité des fruits et des régimes	102
Introduction	102
Matériel et méthode	103
Dispositif expérimental de l'essai de Bois-Debout	103
Critères de qualité des fruits	104
Mesures	105
Traitement statistique	105
Résultats	106

Description de la pomologie des fruits	106
Mesure des défauts sur les fruits.....	108
Qualité du régime	109
Discussion et conclusion	110
Différences entre les cultivars	110
Différences entre les parcelles	112
 DISCUSSION GÉNÉRALE	 113
I- Synthèse des résultats et discussion	114
A- Comparaison des résultats obtenus sur l'essai de Neufchâteau avec les résultats obtenus sur l'essai de Bois-Debout.	114
1) Synthèse des résultats de Neufchâteau : hypothèse sur la performance des cultivars.....	114
2) Synthèse des résultats de Bois-Debout.....	114
3) Validation/ rejet des traits pour prédire la performance agronomique avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées	115
B- Diversité et similitude au sein du groupe Cavendish	117
C- Bilan sur les hypothèses de recherche.....	118
II- Perspectives et limites	118
A- Intérêt agronomique des cultivars et utilisation commerciale	118
B- Critique de la méthode utilisée : intérêts, perspectives et limites	120
1) Intérêts et perspectives.....	120
2) Limites	122
Références	123
 ANNEXES	 133
 ANNEXES : CARTES D'IMPACTS RACINAIRES	 134
 ANNEXES : PLANCHES DE PHOTOS ET DE DESSINS DES CULTIVARS	 147
Résumé	156
Abstract.....	156

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 : QUELQUES CULTIVARS CARACTERISTIQUES DU GROUPE CAVENDISH, DE PETITE NAIN A LACATAN	19
FIGURE 2 : SCHEMA DE BANANIER CAVENDISH (GRANDE NAIN) AU STADE RECOLTE.).	20
FIGURE 3 : SCHEMA DE 2 CYCLES DE CULTURE EN BANANERAIE COMMERCIALE ET 2 CYCLES BIOLOGIQUES DES BANANIER.	21
FIGURE 4 : VARIABLES DE LA PERFORMANCE AGRONOMIQUE	22
FIGURE 5 : EVOLUTION DE LA CONSOMMATION TOTALE EN SUBSTANCES ACTIVES (HORS PRODUITS DE BIOCONTROLE) PAR LES PRODUCTEURS DE BANANE DE GUADELOUPE ET MARTINIQUE ENTRE 2006 ET 2019.	25
FIGURE 6 : LES STADE DE DEVELOPPEMENT DES CERCOSPORIOSES.	27
FIGURE 7 : RELATIONS SOURCE-PUITS AU COURS DU CYCLE DU BANANIER ET DETERMINATION DU RENDEMENT.	32
FIGURE 8 : FIGURE DE STRAUSS ET AGRAWAL (1999) POUR ILLUSTRER LES DIFFERENTES APPROCHES DE LA TOLERANCE.	35
FIGURE 9 : SCHEMA CONCEPTUEL EXPLIQUANT LE LIEN ENTRE LA PERFORMANCE AGRONOMIQUE ET LES RELATIONS SOURCE-PUITS ET L'ACQUISITION DES RESSOURCES AZOTEES, D'APRES UN MODELE OFFRE-DEMANDE.	51
FIGURE 10 : PHOTO DE L'ESSAI DE NEUFCHATEAU, AU SECOND CYCLE DE CULTURE	54
FIGURE 11 : (A) VUE AERIENNE DE L'ESSAI DE BOIS-DEBOUT, AVEC LES 4 PARCELLES ELEMENTAIRES (GOOGLE EARTH, PHOTO PRISE LE 27/01/2020. (B) PHOTO DE L'ESSAI DE BOIS-DEBOUT.	55
FIGURE 12 : SCHEMA BILAN DE LA DEMARCHE EXPERIMENTALE. A) PRESENTATION DES CULTIVARS ETUDIES AU SEIN DU GROUPE CAVENDISH. B) PRESENTATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL ET DES ETAPES DE L'EXPERIMENTATION.	56
FIGURE 13 : CLIMATIC CONDITIONS AND PLANTATION STAGES DURING THE EXPERIMENT. A) BANANA DEVELOPMENT PHASES DURING TWO CROP CYCLES; B) MONTHLY CUMULATIVE GLOBAL RADIATION (Rg); C) MONTHLY CUMULATIVE RAINFALL AND AVERAGE DAILY TEMPERATURE.	61
FIGURE 14: A) PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA) PERFORMED ON 7 DESCRIPTIVE VARIABLES FOR THE FIRST CYCLE (95% CONFIDENCE ELLIPSE), B) CULTIVAR COORDINATES ON DIMENSION 1, C) CULTIVAR COORDINATES ON DIMENSION 2.....	64
FIGURE 15: A) PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA) PERFORMED ON 7 DESCRIPTIVE VARIABLES FOR THE SECOND CYCLE (95% CONFIDENCE ELLIPSE), B) CULTIVAR COORDINATES ON DIMENSION 1, C) CULTIVAR COORDINATES ON DIMENSION 2.....	65
FIGURE 16: A) FRUIT NUMBER ACCORDING TO THE ACTIVE LEAF AREA AT FLORAL INDUCTION (ALAFI). FOR MORE VISIBILITY, CULTIVARS WERE REPRESENTED ON THE FIGURE BY THEIR AVERAGE VALUE/CYCLE. B) AVERAGE FRUIT NUMBER/ ALAFI RATIO OF THE 12 CULTIVARS.	67
FIGURE 17 : SUM OF THE ACTIVE LEAF AREA FROM BUNCH EMERGENCE TO HARVEST (SOURCE) AS A FUNCTION OF THE FRUIT NUMBER (SINK).	68
FIGURE 18 : HAUTEUR ET ROBUSTESSE MOYENNE DES CULTIVARS DANS LES DEUX CYCLES DE CULTURE.	80
FIGURE 19: A) IND_{FW} EN FONCTION DE ALA_{FG} ET B) IND_{FW} EN FONCTION DU RAPPORT TELA/NF POUR LES DEUX CYCLES.	82
FIGURE 20: RAPPORT TELA/NF DES CULTIVARS DANS LES DEUX CYCLES	83
FIGURE 21: A) RGR EN FONCTION DU RAPPORT R:S. LES LIGNES EN POINTILLES INDIQUENT LES MOYENNES GENERALES DE RGR ET DE RAPPORT R:S. B) TEST POST-HOC DE TUKEY APPLIQUE AU RGR ET AU RAPPORT R :S.....	84
FIGURE 22: DESCRIPTION OF THE FOUR ELEMENTARY PLOTS (N+L+, N+L-, N-L+ AND N-L-) AND OF THE DIFFERENT ITINERARIES (L+, L-, N+, N-)	91
FIGURE 23: A) NUMBER OF LIVING LEAVES AT BUNCH EMERGENCE (NLL_{BE}) AND AT HARVEST (NLL_H) OF THE SECOND CROP CYCLE IN THE L+ AND L- PLOTS. B) SPAD VALUE IN THE N+ AND N- PLOTS IN THE SECOND CROP CYCLE.	93
FIGURE 24 : AVERAGE PSEUDOSTEM HEIGHT OF THE CULTIVARS IN THE FOUR ELEMENTARY PLOTS.	94
FIGURE 25: AVERAGE YIELD OF THE CULTIVARS IN THE FOUR ELEMENTARY PLOTS.	95
FIGURE 26 : AVERAGE RELATIVE DIFFERENCES WITH THE POTENTIAL (DIFF L, DIFF N AND DIFF LN) FOR YIELD, PRODUCTION RATE , BUNCH WEIGHT AND FRUIT NUMBER	97
FIGURE 27 : AVERAGE RELATIVE DIFFERENCES WITH THE POTENTIAL (DIFF L, DIFF N AND DIFF LN) FOR FRUIT DIAMETER.....	100
FIGURE 28 : PRINCIPALES DEFORMATIONS DES FRUITS LES RENDANT NON COMMERCIALISABLES	104
FIGURE 29 : REPRESENTATION D'UN REGIME TRES OUVERT (1), OUVERT (2) ET COMPACT (3).....	106
FIGURE 30 : LONGUEUR MOYENNE ET DIAMETRE MOYEN DES FRUITS DE LA 3 ^{EME} MAIN DE CHAQUE CULTIVAR ET DANS LES 4 PARCELLES ELEMENTAIRES.	107
FIGURE 31 : LONGUEUR MOYENNE ET DIAMETRE MOYEN DES FRUITS DE LA DERNIERE MAIN DE CHAQUE CULTIVAR ET DANS LES 4 PARCELLES ELEMENTAIRES.	107
FIGURE 32 : PROPORTION DE DOIGTS FOUS PAR REGIME (%) DES 12 CULTIVARS DANS LES 4 PARCELLES EXPERIMENTALES.....	108
FIGURE 33 : COURBURES DES FRUITS DANS CHAQUE PARCELLE ELEMENTAIRE.	109
FIGURE 34 : FREQUENCES DES NOTES DE COMPACITE DES REGIMES EN FONCTION DES CULTIVARS DANS LES DIFFERENCES PARCELLES.	110

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 : PRATIQUES MISES EN ŒUVRE POUR REDUIRE L'UTILISATION DES PRODUITS CHIMIQUES DANS LES BANANERAIES ANTILLES FRANÇAISES.	26
TABLEAU 2 : CRITERES D'EVALUATION DES CULTIVARS DE BANANIER ET LEUR FREQUENCE D'UTILISATION DANS LES ARTICLES DE L'ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE.	40
TABLEAU 3 : TRAITS ETUDIES.	52
TABLEAU 4 : PRESENTATION DES CULTIVARS ETUDIES	53
TABLE 5 : AVERAGE YIELD COMPONENTS OF THE 12 CULTIVARS: FRUIT NUMBER, FRUIT LENGTH AND DIAMETER, INDFW, BUNCH WEIGHT AND CYCLE DURATION..	66
TABLE 6: AVERAGE PSEUDOSTEM VOLUME AT BUNCH EMERGENCE (VPS), SUCKER PSEUDOSTEM VOLUME AT THE PARENT PLANT HARVEST (VPSR) AND BUNCH WEIGHT/VPSR RATIO OF THE 12 CULTIVARS.	69
TABLEAU 7: PRESENTATION DES TRAITS MESURES.	79
TABLEAU 8 : MOYENNES DES COMPOSANTES DU RENDEMENT POUR LES 12 CULTIVARS DANS LES DEUX CYCLES : NOMBRE DE FRUITS, INDFW, DUREE DU CYCLE.	81
TABLEAU 9: MOYENNE DES TRAITS RACINAIRES DES CULTIVARS, MESURES AU SECOND CYCLE.	83
TABLE 10 : AVERAGE ROBUSTNESS OF THE CULTIVARS IN THE FOUR ELEMENTARY PLOTS.	94
TABLE 11 : AVERAGE YIELD COMPONENTS (PRODUCTION RATE, BUNCH WEIGHT, FRUIT NUMBER AND FRUIT DIAMETER) OF THE CULTIVAR IN N+L+.	96
TABLE 12 : AVERAGE YIELD COMPONENTS (PRODUCTION RATE, BUNCH WEIGHT, FRUIT NUMBER AND FRUIT DIAMETER) OF THE CULTIVAR IN N+L-, N-L+ AND N-L-.	100
TABLEAU 13 : DESCRIPTION DES CULTIVARS DE L'ESSAI. LE NOMBRE DE FRUITS A ETE MESURE DANS LA PARCELLE N+L+.	103
TABLEAU 14 : HYPOTHESES SUR LA PERFORMANCE DES CULTIVARS DANS DES CONDITIONS NON LIMITANTES, AVEC UN EFFEUILLAG SEVERE OU AVEC DES RESSOURCES AZOTEES LIMITEES.	114
TABLEAU 15 : PERFORMANCE AGRONOMIQUE DES CULTIVARS DANS CHAQUE PARCELLE.	115
TABLEAU 16 : VALIDATION/ REJET DES HYPOTHESES DE RECHERCHE.	118

LISTE DES ABBREVIATIONS

AGB = Above Ground Biomass
AGB_{be} = Above Ground Biomass at bunch emergence
AGB₀ = Above Ground Biomass at the beginning of the cycle
ALA_{be} = Active Leaf Area at bunch emergence
ALA_{fi} = Active Leaf Area at floral induction
ALA_{fg} = Active Leaf Area during fruit growth
Diff L = Relative difference between the potential and severe deleafing
Diff N = Relative difference between the potential and low nitrogen conditions
Diff NL = Relative difference between the potential and severe deleafing + low nitrogen conditions
DVV = Durée de Vie Verte
FWI = French West Indies
Hyp = Hypothèse
Ind_{fw} = Indicator of the individual fruit weight
ITK = Itinéraire Technique
LAI = Leaf Area Index
[N]_{soil} = Soil Nitrogen amount
NF = Nombre de fruits par régime
NLL_{be} = Number of Living Leaves at bunch emergence
NLL_h = Number of Living Leaves at harvest
n.s. = non significant
PBD = Plan Banane Durable
PCA = Principal Component Analysis
PDR = Plan de Développement Rural
PdS = Plante de Services
POT_{cultivar/Y} = Potential of the cultivar for the variable Y
QR = Question de Recherche
Rg = Rayonnement global
RGR = Relative Growth Rate
R:S = Root:Shoot
RUE = Radiation Use Efficiency
T° = Température
t₀ = date of the beginning of the cycle
t_{be} = date of the bunch emergence
TELA = Total Emitted Leaf Area
SAR = Specific Acquisition Rate
S/P = relation source-puits
TBA = Trait-Based Approach
Vb = Volume du bulbe
Vps = Volume du pseudotrunc
Vpsr = Volume du pseudotrunc du rejet

Introduction générale

La banane Cavendish est la principale variété de banane dessert produite pour l'exportation depuis les années 1960, représentant actuellement 95% des bananes exportées. Avant cette date, le marché de la banane dessert pour l'exportation était tenu par la variété Gros Michel, remplacée à cause de la maladie de Panama à laquelle la Cavendish est résistante. Aujourd'hui la production annuelle mondiale de Cavendish s'élève à 65 millions de tonnes, dont 21 millions sont exportées (FruiTrop, 2021).

En Guadeloupe et en Martinique, la production de Cavendish représente 250 000 de tonnes (FruiTrop, 2021), principalement destinées à l'exportation en France hexagonale. Depuis 2007, qui marque le début du Plan Banane Durable (PBD), les systèmes bananiers de Guadeloupe et de Martinique évoluent vers des systèmes plus soucieux de l'environnement, en ayant recours à des pratiques agroécologiques et en ayant considérablement réduit la quantité d'intrants chimiques. Entre 2006 et 2019, les deux îles ont réduit de 66% la quantité de pesticides utilisés dans les bananeraies, notamment par l'utilisation de pratiques alternatives aux intrants chimiques.

Parmi ces pratiques, l'effeuillage sanitaire est utilisé pour lutter contre la cercosporiose noire du bananier à la place des fongicides foliaires, mais réduit la surface photosynthétiquement active et donc la production de molécules carbonées. Pour éviter le recours aux herbicides, un couvert végétal est maintenu sous bananeraie pour contrôler les adventices, mais peut entrer en compétition avec le bananier pour les ressources du sol. Enfin, l'utilisation d'engrais organique riches en azote plutôt que d'engrais azotés minéraux rend difficile le contrôle de la nutrition, puisque « l'azote organique » n'est pas directement disponible par la plante et sa minéralisation est difficile à prévoir. De ce fait, ces pratiques alternatives aux intrants chimiques peuvent rendre les conditions de culture suboptimales et impacter la performance agronomique des bananiers.

Un des leviers à ce problème serait d'utiliser des cultivars adaptés à ces conditions de culture suboptimales. En s'intéressant au groupe Cavendish, on observe qu'il existe une diversité de cultivars, depuis le petit Dwarf Cavendish au grand Lacatan... qui ne se retrouve pas dans les parcelles. En effet, les cultivars utilisés dans les bananeraies pour l'exportation ont été sélectionnés pour leur haute productivité dans des systèmes à haut niveau d'intrants chimiques. Cette sélection s'est concentrée autour de bananiers de moyenne stature comme la Grande Naine et le Williams, les principaux cultivars cultivés pour l'exportation. Pourtant, au vu de la diversité des cultivars du groupe Cavendish, nous supposons que dans ce groupe, les cultivars n'aient pas la même performance dans des conditions de culture suboptimales.

Pour répondre à ce défi, nous proposons d'utiliser une approche issue de l'écologie fonctionnelle, basée sur la mesure de traits fonctionnels. Un trait fonctionnel est défini comme « une caractéristique

morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu et qui affecte sa performance individuelle sans référence à l'environnement ou tout autre niveau d'organisation » (Violle et al., 2007). Nous souhaitons caractériser une gamme de cultivars de Cavendish grâce à des traits qui permettraient d'étudier l'acquisition et l'utilisation des carbohydrates et des ressources azotées des cultivars, pour prédire leur performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales. Parallèlement, la performance agronomique des mêmes cultivars de Cavendish sera mesurée dans des itinéraires techniques (ITK) contrastés, avec des conditions de culture suboptimales, afin de valider à posteriori les traits.

Ce travail a été mené dans le cadre d'une thèse Cifre, conduit par Vitropic et accueillie par le CIRAD. Vitropic est une société française basée près de Montpellier, spécialisée dans la production et la vente de vitroplants -des plants obtenus par culture *in vitro*- d'espèces tropicales d'intérêt agronomique. Le bananier Cavendish est leur produit majeur, avec une collection de plusieurs cultivars sélectionnés précédemment dans des essais de sélection variétale.

L'objectif de ce travail pour Vitropic est double. Déjà, il s'agit de développer une méthode d'évaluation variétale des cultivars de bananiers pour répondre aux nouvelles contraintes de la culture bananière. Ensuite, il s'agit de caractériser une gamme de cultivars issus de la collection de Vitropic, afin de décrire pour chaque cultivar le(s) ITK dans le(s)quel(s) il est le plus adapté et ainsi d'adapter l'offre de cultivars du catalogue Vitropic aux nouveaux enjeux de culture de la banane dessert.

Contexte de l'étude et revue bibliographique

I- Contexte de l'étude : La culture du bananier dessert pour l'exportation dans les Antilles françaises

A- Présentation des bananiers du groupe Cavendish (taxonomie, description, production)

1) Taxonomie

Le bananier est une herbe géante du genre *Musa* appartenant à la famille des Musaceae. Les bananiers Cavendish sont des triploïdes *accuminata* (AAA) et forment un groupe, le groupe Cavendish. En taxonomie des bananiers, un groupe est caractérisé par l'absence de polymorphisme génétique détectable entre différents individus, malgré des différences morphologiques remarquables. La multiplication au sein du groupe est végétative et la différence entre les cultivars du groupe est due à des mutations somaclonales ou à des événements épigénétiques.

Il existe au sein du groupe Cavendish une diversité de cultivars (Figure 1), rassemblés en quatre types selon la hauteur de leur pseudotrunc, leur rapport foliaire largeur/longueur et leur nombre de fruits (Robinson and Galán Saúco, 2010; Simmonds, 1956) . Du plus petit au plus grand, les types sont les suivants :

- Dwarf type : Bananier « nain », dont le pseudotrunc mesure souvent moins de 2m, avec un rapport foliaire élevé. Les principaux cultivars de ce type sont Dwarf Cavendish, Chinese Cavendish, Petite Naine et Gruesa. Ce sont des bananiers particulièrement cultivés en zone subtropicale, notamment dans les îles Canaries.
- Giant type : Bananier dont le pseudotrunc mesure entre 2m50 et 3m20 environ. Les principaux cultivars de ce type sont Grande Naine et Williams. La plupart des cultivars commerciaux sélectionnés pour la production d'export appartiennent à ce type. Les bananiers de type Giant sont les plus utilisés en bananeraies industrielles, en raison de leur stature moyenne et de leur haute productivité.
- Robusta type : Haut bananier, dont le pseudotrunc mesure plus de 3m, avec un rapport foliaire faible. Les principaux cultivars de ce type sont Valery, Poyo et Americani. Les bananiers de type Robusta étaient les principaux bananiers cultivés entre les années 1960 et 1980 dans les régions tropicales, au moment de la transition variétale de la Gros Michel à la Cavendish. Ces cultivars ont remplacé la Gros Michel dans les bananeraies d'Amérique Latine, tandis qu'ils sont cultivés depuis le début du XX^{eme} siècle dans les Antilles. Ils ont été remplacés dans les bananeraies commerciales par des bananiers de type Giant, plus productifs et moins hauts donc moins sensibles à la verse.
- Lacatan type : Très haut bananier mesurant plus de 4m, avec un indice foliaire très faible et peu de fruits. Par leur grande taille et leur faible productivité, les bananiers de type Lacatan sont très peu cultivés.

En l'absence de multiplication sexuée, l'obtention de nouveaux cultivars s'effectue par des mutations somaclonales ou par des événements épigénétiques, pendant la multiplication végétative. Les connaissances actuelles sur le sujet sont peu nombreuses et il est difficile d'associer une caractéristique phénotypique à une mutation somaclonale ou à un événement épigénétique. La multiplication par culture *in vitro* a permis d'augmenter la fréquence de multiplication des individus et ainsi de produire de nouveaux cultivars plus rapidement (Kwa and Ganry, 1990; Tang, 2005).

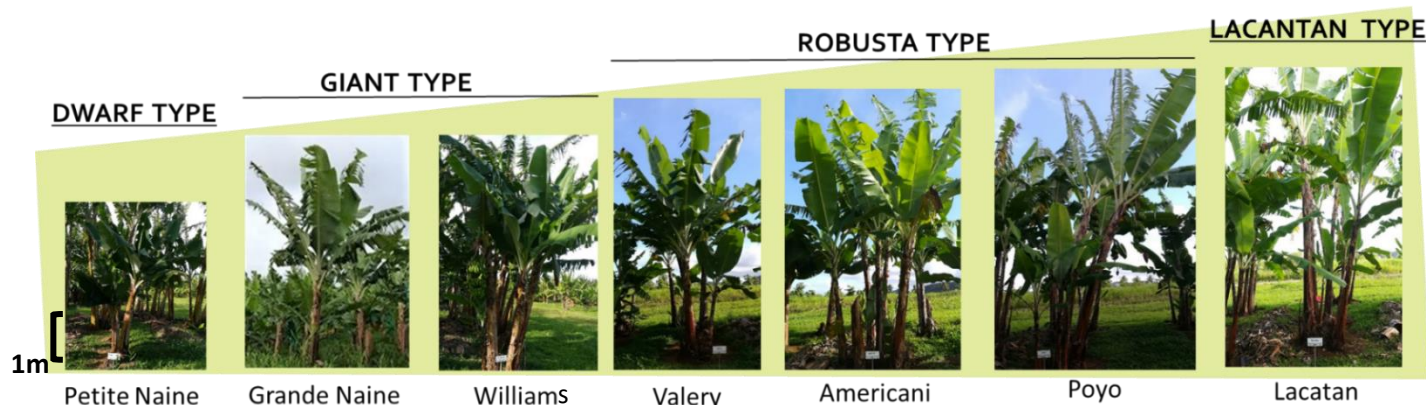


Figure 1 : Quelques cultivars caractéristiques du groupe Cavendish, de Petite Naine à Lacatan

2) Description de la plante

Les organes végétatifs du bananier sont (i) le bulbe, un rhizome dans lequel se situe le méristème apical, (ii) le pseudotrunc, constitué des gaines foliaires imbriquées les unes dans les autres et (iii) les feuilles (Figure 2).

Le méristème apical passe d'un état végétatif à un état reproducteur. Ce changement d'activité du méristème s'appelle le virage floral. Avant le virage floral, le méristème produit successivement les feuilles du bananier. Le rythme d'émission des feuilles est fortement influencé par les facteurs environnementaux (Ganry, 1980a), notamment la température, le rayonnement et la disponibilité des ressources minérales et hydriques. Les feuilles sont initiées au niveau du bulbe par le méristème, « montent » dans le pseudotrunc puis émergent hors du pseudotrunc. Il y a un écart de temps entre l'initiation de la feuille par le méristème et son émission visible en dehors du pseudotrunc, correspondant à 11 feuilles (Turner and Gibbs, 2018). Autrement dit, lorsqu'une feuille est émise par le méristème, 11 feuilles sont préformées dans le pseudotrunc et sortiront les unes à la suite des autres. Il y a donc également un décalage entre le virage floral et la sortie de l'inflorescence du pseudotrunc d'environ 11 feuilles, ce qui permet de connaître à posteriori la date de l'induction florale (Ganry, 1977).

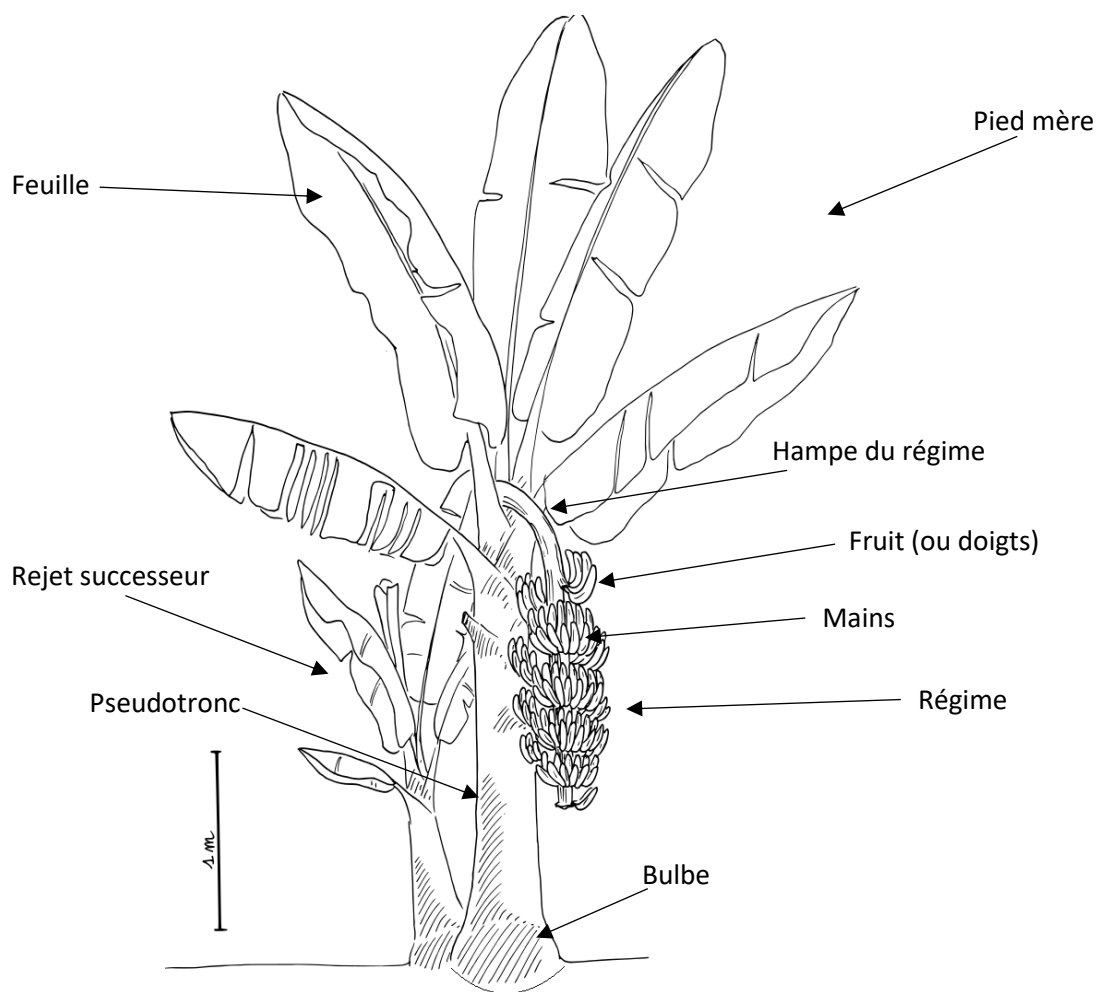


Figure 2 : Schéma de bananier Cavendish (Grande Naine) au stade récolte. Sur le schéma, les fleurs mâles ont été coupées, comme dans les bananeraies commerciales. Dessin inspiré de Champion (1963).

La sortie de l'inflorescence du pseudotrunc, appelée communément « floraison », correspond à l'émergence du régime. Elle marque l'arrêt de l'émission foliaire et de la croissance du bananier. L'inflorescence est portée par une hampe et est constituée de différents étages florifères, chacun protégé par une bractée, qui s'ouvrent au fur et à mesure de la sortie de l'inflorescence. Les 7 à 15 premiers étages florifères sont constitués de fleurs femelles et sont appelés plus communément « mains ». Les étages florifères suivants sont constitués de fleurs mâles et sont souvent coupés. La main la plus haute sur la hampe est numérotée comme la première.

Le bananier Cavendish est parthénocarpique, de ce fait, il n'a pas besoin de pollinisation pour initier le développement des fruits. Les fleurs femelles donnent les fruits, les bananes, aussi appelés « doigts », qui sont organisées en deux rangées sur chaque main. Les fruits commencent leur croissance dès la découverte de leur main sur l'inflorescence. Ainsi, les fruits le long de la hampe se développent au fur et à mesure de la découverte des mains.

Le bananier se multiplie végétativement, par l'initiation de rejets depuis le rhizome. Ces rejets sont des clones du bananier qui les initie, qu'on appelle le « pied-mère ». Le pied-mère fournit au rejet les

éléments dont il a besoin pour se développer, mais inhibe sa croissance (Eckstein and Robinson, 1999). Cette inhibition est présente chez les bananiers Cavendish, ce qui n'est pas le cas chez toutes les espèces de bananiers (Dorel et al., 2016).

3) Cycle de vie du bananier en bananeraie commerciale

En bananeraie commerciale, le premier cycle de culture du bananier démarre à la plantation du vitroplant, un plant obtenu par multiplication en culture *in vitro*. En ce qui concerne les cycles suivants, d'un point de vue biologique, le cycle démarre à l'émission du rejet successeur, mais d'un point de vue commercial, le début du cycle démarre à la récolte du cycle précédent (Figure 3). Parmi tous les rejets émis, un seul est gardé, qui constitue le rejet successeur. Les autres sont retirés par œilletonnage, une pratique qui consiste à supprimer les rejets du pied mère à l'aide d'une gouge.

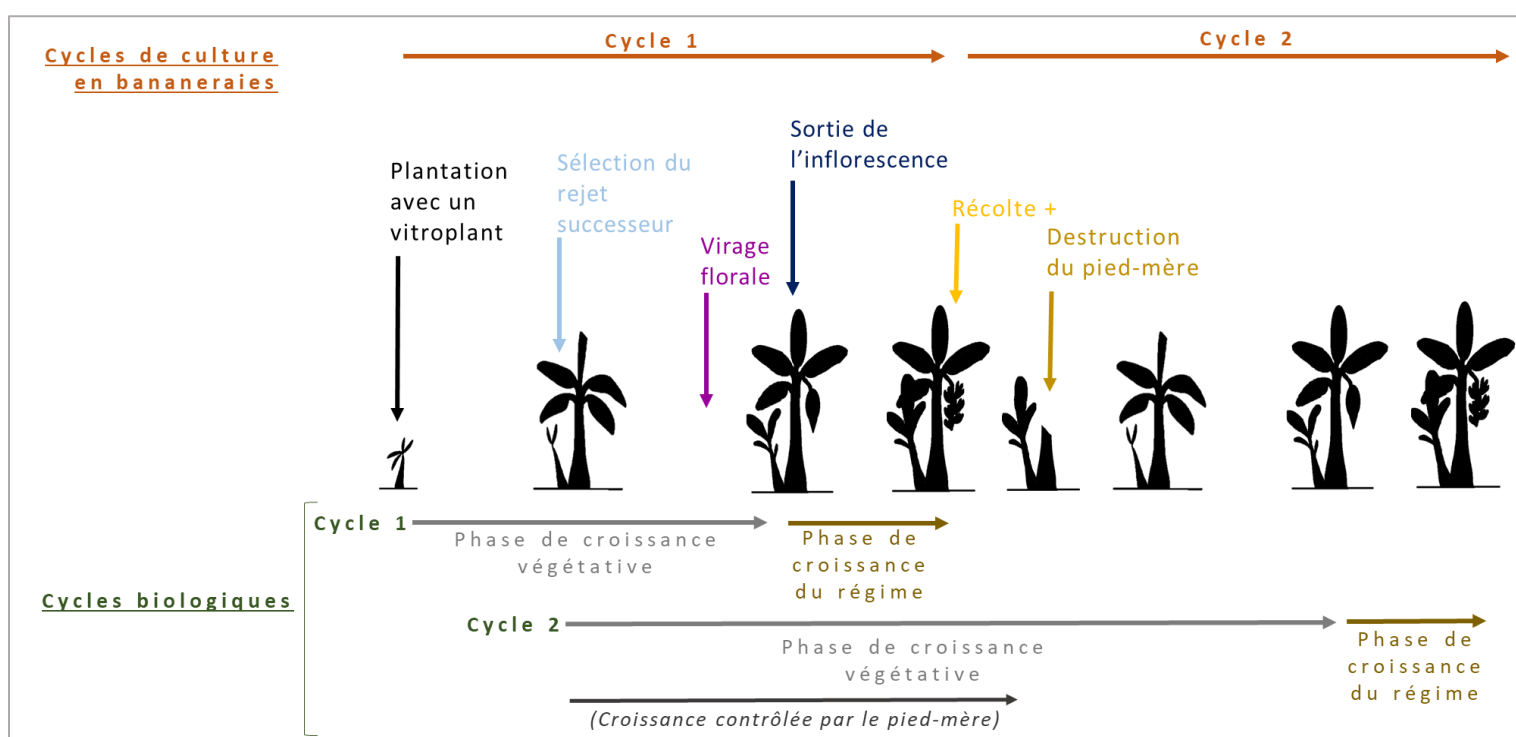


Figure 3 : Schéma de 2 cycles de culture en bananeraie commerciale et 2 cycles biologiques des bananiers.

Durant la phase de croissance du régime, plusieurs soins au régime sont réalisés pour garantir la qualité esthétique des fruits et leur remplissage. Une gaine en plastique est posée autour du régime pour éviter les attaques de tripses et les frottements (Lassoudière, 2007; Rey, 2002). De plus, la gaine augmente la température autour du régime et accélère le remplissage du régime (Ganry, 1975). Des plaques en polystyrène sont parfois disposées entre les mains du régime pour éviter les frottements entre les fruits et les marques de grattage. Les régimes sont marqués au stade « doigts horizontaux » selon un code couleur pour guider les récoltes avec les sommes de température. Enfin, dans la plupart des bananeraies, l'ablation des mains du bas est réalisée pour éviter la compétition pour les molécules carbonées entre les mains du régime et permettre d'obtenir des fruits mieux remplis (Daniells et al., 1994).

A la récolte, le pied-mère est coupé et abattu à un mètre de haut environ. Le rejet successeur, dont la croissance était jusqu'alors inhibée par le pied-mère, devient le bananier récolté du cycle suivant. Le reste de pseudotrunc laissé à la récolte fournit des molécules carbonées au rejet successeur et favorise la relance du nouveau cycle (Dens et al., 2008).

Une fois les régimes récoltés, ils sont transportés au hangar pour être découpés, puis les fruits sont triés et conditionnés en carton pour l'export.

B- La performance agronomique du bananier Cavendish

La performance agronomique du bananier est liée (i) au rendement, (ii) à la conduite au champ et (iii) aux contraintes liées à l'export (Figure 4).

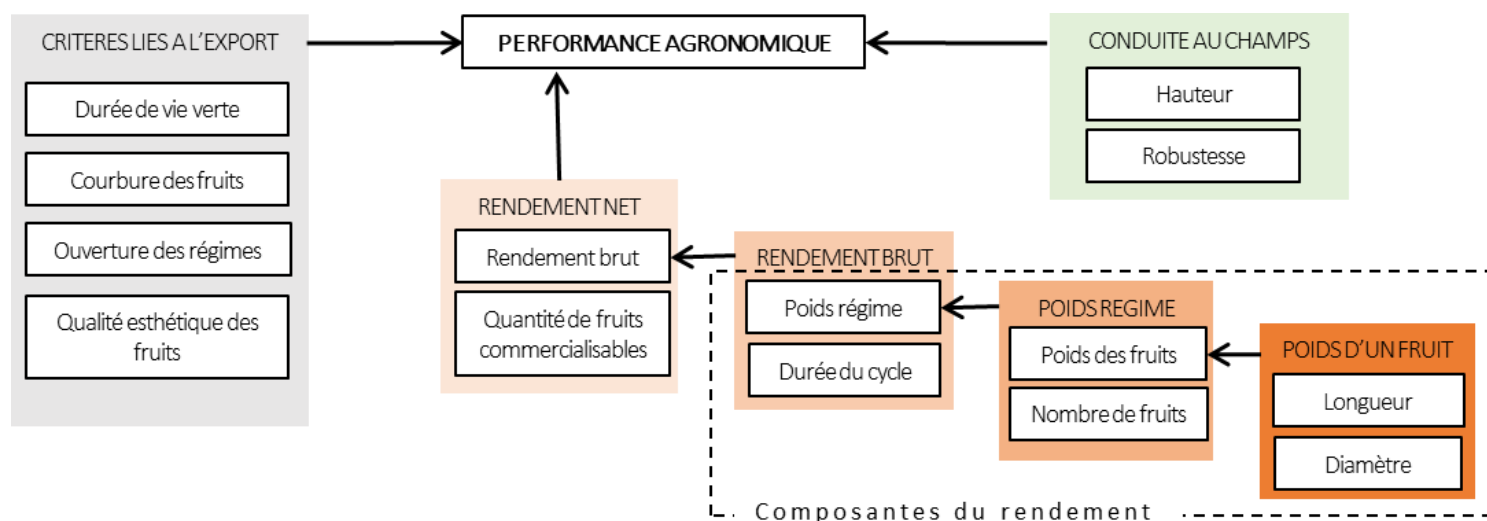


Figure 4 : Variables de la performance agronomique

1) Rendement et composantes du rendement

Le rendement net est la quantité de fruits exportés par hectare et par an. Il dépend donc directement (i) de la quantité de fruits produits par hectare et par an, qu'on appellera ici le rendement brut, et (ii) des écarts de tri, qui sont la quantité de fruits impropres à la commercialisation, écartés lors du conditionnement.

Concernant le rendement brut, il dépend du nombre de régimes produits par hectare et par an et du poids de ces régimes. Le poids des régimes est la principale composante du rendement. Il est déterminé par le nombre de fruits par régime et par le poids moyen d'un fruit, donc de la qualité du remplissage du régime. Le diamètre et la longueur du fruit sont des indicateurs du poids d'un fruit. Le rendement brut dépend également de la durée du cycle. Plus le cycle est court, plus le rendement est élevé.

Les écarts de tri sont effectués en fonction de l'aspect extérieur du fruit. Les fruits abîmés et blessés sont écartés, ainsi que les fruits tordus (appelés « fruits fous »), les fruits aux arêtes trop marquées, les fruits doubles, trop larges (diamètre supérieur à 45mm) ou trop courts (longueur inférieure à 15cm).

2) Facilité de conduite au champ

La conduite au champ des bananiers est plus facile sur des bananiers de stature moyenne à petite, avec une forte robustesse. En effet, la hauteur et la robustesse du bananier détermine la sensibilité du bananier à la verse : un grand bananier peu robuste sera plus susceptible de chuter ou de casser. De plus, dans les plantations où les soins au régime sont pratiqués, les bananiers dont le régime est à hauteur d'homme sont plus appréciés. Ils sont également plus faciles et rapides à récolter.

3) Contraintes liées à l'export

Les contraintes liées à l'export dépendent des aspects logistiques comme la découpe des fruits au hangar, la mise en carton et le transport. La compacité du régime est directement liée à la facilité de découpe des fruits : un régime ouvert sera plus facile à dépatier¹ qu'un régime compact. La courbure du fruit peut être limitante pour son conditionnement en cartons : des fruits courbés sont moins adaptés au conditionnement en cartons et peuvent s'abîmer. Enfin, il faut que les fruits ne murissent pas pendant le transport et aient une Durée de Vie Verte (DVV) suffisamment longue. La DVV correspondant à l'intervalle de temps entre la récolte et le début du murissement des fruits. Elle est principalement dépendante de l'âge physiologique du fruit, ainsi que nombreux facteurs abiotiques (humidité, température, choc) et biotiques (champignons de conservation, cercosporiose noire) (Chillet et al., 2009; Jullien et al., 2008).

C- Evolution des pratiques agricoles dans les bananeraies des Antilles françaises

1) Remise en cause de la culture conventionnelle intensive

La culture de la banane Cavendish pour le marché export a longtemps reposé sur une monoculture intensive à haut niveau d'intrants chimiques. Jusque dans les années 2000, la culture de la banane dessert dans les Antilles françaises suit ce modèle de production, avant d'opérer une transition de pratiques culturelles vers des systèmes de culture plus soucieux de l'environnement.

Risède et al., (2019) parlent de « transition agroécologique ». Selon eux, quatre facteurs ont été déterminants de ce changement. En premier, les conséquences de la monoculture intensive très consommatrice de pesticides. En effet, une forte baisse de la productivité est observée à partir de la fin des années 80, à cause de la baisse de la fertilité des sols liée à l'augmentation des parasites

¹ Retirer les mains de la hampe du régime.

telluriques ne pouvant plus être correctement maîtrisés par les pesticides (Delvaux and Dorel, 1990). De plus, il commence à y avoir des résistances aux fongicides benzimidazoles, utilisés pour la lutte contre la cercosporiose. En deuxième, une demande sociétale croissante pour des productions plus durables, notamment à cause de la crise sanitaire du chlordécone, qui a fortement marqué les esprits. L'utilisation intensive du chlordécone, un organo-chloré utilisé pour lutter contre le charançon du bananier, des années 1972 à 1993, est à l'origine d'une pollution générale et importante de la Guadeloupe et de la Martinique. La contamination au chlordécone concerne les sols, les cours d'eau, la faune et les habitants des îles, avec des conséquences majeures sur la santé humaine et l'environnement (Cabidoche et al., 2009; Cabidoche and Lesueur-Jannoyer, 2011; Multigner et al., 2016). En troisième, l'implication de la recherche agronomique dans le développement de systèmes de cultures raisonnées depuis la fin des années 80. Enfin, en quatrième, un environnement institutionnel favorable à la réduction de l'utilisation des pesticides et le lancement du Plan Banane Durable (PBD) en 2007. Le PBD avait pour objectif environnemental d'instaurer dans les Antilles françaises un mode de production alternative basé sur les concepts de l'agroécologie. En 2008, le plan Ecophyto 1 prévoit une réduction de 50% de l'utilisation des produits sanitaires utilisés en France. La réglementation sur les produits sanitaires devient de plus en plus drastique, et beaucoup de substances actives sont progressivement interdites ou ont un usage limité.

Ce contexte a permis un changement de système de culture, avec des pratiques alternatives à l'utilisation de produits phytosanitaires, avec l'introduction d'une diversité spécifique dans les bananeraies notamment avec l'utilisation de plantes de services (PdS), et surtout avec une réduction importante de la quantité de produits phytosanitaires utilisés. Entre 2006 et 2019, les bananeraies de Guadeloupe et de Martinique ont réduit de 66% l'utilisation de produits phytosanitaires, dont 30% entre 2008 et 2011. La Figure 5 montre la courbe d'évolution de la quantité de produits phytosanitaires utilisés au cours du temps. Cette courbe tend encore à diminuer avec la généralisation de l'arrêt de l'utilisation des herbicides par la filière, et la réduction du nombre de traitements fongicides par an.

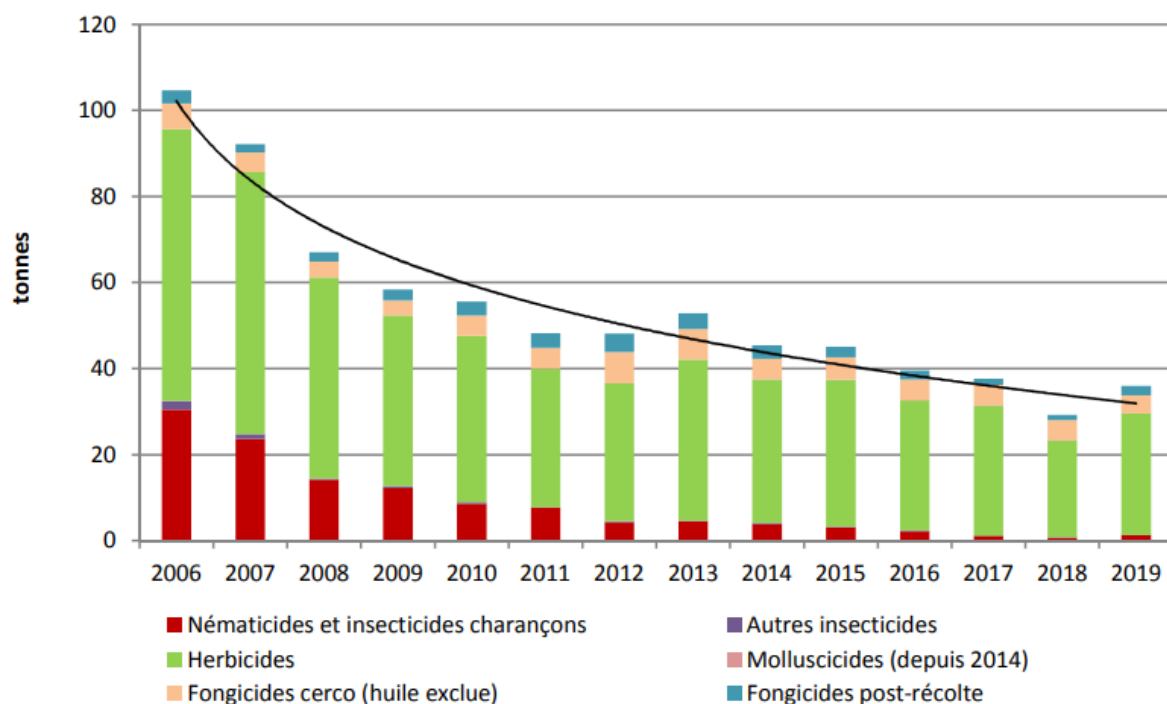


Figure 5 : Evolution de la consommation totale en substances actives (hors produits de biocontrôle) par les producteurs de Banane de Guadeloupe et Martinique entre 2006 et 2019 (source : CIRAD, IT²).

Différentes pratiques ont été mises en place pour limiter l'utilisation de produits phytosanitaires et pour préserver la santé des sols. Ces pratiques sont : la prophylaxie, le contrôle biologique, l'utilisation de produits organiques, la surveillance des populations de bioagresseurs et la réinjection de la biodiversité fonctionnelle dans les systèmes de culture bananiers (Risède et al., 2019). Elles sont résumées dans le Tableau 1.

Parmi toutes ces pratiques, nous avons cerné le sujet de la thèse autour de l'effeuillage sanitaire pour lutter contre la cercosporiose, le maintien d'un couvert végétal sous bananeraie et l'utilisation d'engrais organiques contenant de l'azote plutôt que d'engrais azotés minéraux.

		<u>Objectifs</u>				
		<u>Gestion des nématodes phytoparasites</u>	<u>Gestion des charançons</u>	<u>Gestion de la cercoposiose</u>	<u>Gestion des adventices</u>	<u>Alternative aux engrais azotés minéraux</u>
<u>Pratiques</u>	<u>Prophylaxie</u>	. Destruction des anciennes bananeraies pour éviter la contamination par les vieilles souches . Elimination mécanique des repousses de bananiers . Jachères et rotations culturales assainissantes à base de PdS non hôte de nématode, associée à la plantation de vitroplants		. Effeuilage sanitaire régulier . Elimination rapide des bananeraies abandonnées	. Installation et maintien d'un couvert végétal de PdS, entrant en compétition avec les adventices	
	<u>Contrôle biologique</u>	. Couvertures végétales à base de Crotalaires, némototoxiques	. Utilisation de pièges à phéromones			
	<u>Utilisation de produits organiques</u>					. Utilisation d'engrais organiques avec de l'azote (déchets verts, composts, déchets de coupe)
	<u>Réinjection de la biodiversité fonctionnelle</u>	. Développement de couverts multispécifiques et multifonctionnels de PdS, avec des espèces non hôtes de nématodes parasites du bananier	. Culture de PdS pour favoriser l'abondance de prédateurs du charançon			
	<u>Contrôle mécanique</u>				. Maîtrise des adventices à la débroussailluse ou par gyrobroyage	
	<u>Surveillance de la population des bioagresseurs</u>	. Tests biologiques	. Surveillance à l'aide des pièges à phéromones	. Mise en place d'un observatoire régional de la surveillance de la sensibilité aux fongicides systématiques utilisés dans la lutte contre les cercosporioses.		

Tableau 1 : Pratiques mises en œuvre pour réduire l'utilisation des produits chimiques dans les bananeraies Antilles françaises. Tableau modifié à partir de celui de Risède et al. (2019). PdS = Plante de Services. En gras et sur fond gris, les pratiques étudiées pendant la thèse : effeuillage sanitaire, couvert végétal en bananeraie et utilisation d'azote organique

2) Cercosporiose et effeuillage sanitaire

La cercosporiose est le bioagresseur le plus problématique dans la culture de la banane dessert d'export aux Antilles, puisqu'il provoque une baisse du rendement mais surtout un murissement précoce des régimes, rendant les fruits impropres à l'export. Il s'agit de champignons foliaires, et il existe deux types de cercosporiose du bananier : la cercosporiose jaune (*Mycosphaerella musicola*) et la noire (*Mycosphaerella fijiensis*). La cercosporiose noire du bananier est plus virulente que la cercosporiose jaune, et est majoritaire dans les parcelles.

La cercosporiose contamine les feuilles de deux manières : (i) contamination extérieure, par le vent, grâce aux ascospores (reproduction sexuée) qui contaminent préférentiellement les jeunes feuilles en cours d'émission ; (ii) auto-contamination, par l'eau de ruissellement, grâce aux conidies (reproduction asexuée) qui passent des feuilles du haut du couvert à celle d'en dessous. Il existe différents stades de développement du champignon sur les feuilles (Figure 6), passant de tirets à des lésions de plus en plus développées jusqu'aux nécroses. C'est au stade nécrose que le champignon est le plus problématique, d'une part parce que le bananier est contagieux, et d'autre part parce qu'un lien a été observé entre les nécroses et le murissement précoce des fruits (Castelan et al., 2013; Chillet et al., 2009).

STADES MALADIE	CERCOSPORIOSE JAUNE	CERCOSPORIOSE NOIRE	
STADE 1	Face supérieure de la feuille Tirets jaunes inférieurs à 1 mm	Face inférieure de la feuille Points de dépigmentation jaunâtres	
STADE 2	Tirets jaunes de 1 à 5 mm		 Allongement de la lésion Tirets bruns
STADE 3 Contamination (conidies)	Elargissement du tiret qui prend une couleur rouille		 Allongement-Elargissement de la lésion-visible à la face inférieure et supérieure
STADE 4 Contamination (conidies)	Tâche allongée brune avec un halo jaune		 Tache ovoïde de couleur brune
STADE 5 : Nécroses Contamination (ascospores)	Lésion nécrotique de couleur grise		 Lésion noire
STADE 6 : Nécroses Contamination (ascospores)	Pas de stade 6	Pas de stade 6	 Lésion nécrotique de couleur grise Halo jaune si lésions isolées

Figure 6 : Les stade de développement des cercosporioses. Figure issue du Manuel du Planteur (IT2, 2011)

L'alternative à l'utilisation de fongicide pour maîtriser la cercosporiose est l'effeuillage sanitaire des bananiers (Guillermet et al., 2018). Il s'agit d'une lutte mécanique de prévention, qui consiste à retirer régulièrement les parties des feuilles atteintes par un stade 4 (lésion). L'objectif est de retirer le champignon avant que la maladie n'atteigne le stade nécrose. L'effeuillage est réalisé au moins une fois par semaine et provoque une réduction importante de la surface foliaire photosynthétiquement active.

3) Maintien d'un couvert végétal dans les bananeraies pour maîtriser les adventices et apporter de la diversité fonctionnelle dans les systèmes

Pour maîtriser les adventices dans les bananeraies, l'arrêt des herbicides implique le maintien d'un couvert végétal dans les inter-rangs. Ce couvert peut être spontané ou planté, maîtrisé mécaniquement ou non entretenu, mono- ou plurispécifique. En effet, il peut s'agir d'un couvert spontané maîtrisé mécaniquement par gyrobroyage, d'un couvert planté destiné à la consommation (culture d'inter-rangs avec des plantes maraichères) ou de PdS.

Concernant les PdS, les principaux services recherchés sont la couverture du sol, la compétition avec les adventices et l'amélioration de la fertilité des sols. En plus de ces services, ramener de la diversité spécifique plantée au système bananier permet un meilleur équilibre et une meilleure résilience du système (favorisation de la faune prédatrice des bioagresseurs, amélioration de la santé des sols, enrichissement en matière organique des sols). Les espèces des PdS choisies dépendent des services attendus (Damour et al., 2014).

Le principal inconvénient des couverts végétaux est qu'ils peuvent entrer en compétition avec le bananier pour les ressources du sol. En effet, certaines plantes, notamment *Braccharia sp.* utilisée pour les jachères et poussant spontanément dans les parcelles, sont très compétitives et difficiles à retirer sans utiliser d'herbicide.

4) Utilisation d'engrais organiques avec de l'azote plutôt que d'engrais azotés minéraux

Les engrais azotés organiques, tels que les fumiers, les composts et les engrais utilisés en agriculture biologique, peuvent être utilisés comme alternative aux engrais azotés minéraux. Dans les plans de développement rural (PDR) de Guadeloupe (2017) et de Martinique (2015), avec pour objectif de limiter la pollution des cours d'eau et d'améliorer la santé des sols, l'utilisation des engrais organiques contenant de l'azote à la place d'engrais azotés minéraux est mise en avant. Les PDR mentionnent également le souhait de favoriser une économie circulaire liée au flux de matière organique, dont les engrais organiques locaux font partie. Cabidoche et al. (2002) préviennent du risque de pollution des eaux dans les Départements d'Outre-Mer, lié à la culture intensive et la forte irrigation dans les zones sèches des territoires. Ils pointent aussi du doigt le mauvais rapport entre

l'azote apporté par la fertilisation et l'azote réellement prélevé par la plante, invitant à une réflexion autour de la fertilisation des plantations.

L'azote dans les engrais minéraux a l'avantage d'être directement disponible pour la plante. Pourtant ces engrais présentent plusieurs inconvénients environnementaux. D'abord, l'azote est facilement lessivable et donc, présente un risque de pollution des cours d'eau s'il est directement disponible lors de l'utilisation des engrais. Ensuite, ces engrais azotés minéraux, en abaissant le rapport C/N des sols et en acidifiant les sols, diminuent la fertilité naturelle des sols. Enfin, l'empreinte carbone de ces engrais minéraux est plus importante que celle des engrais organiques, à cause de leur production (extraction des minéraux, production animale pour les lisiers) et de leur transport.

A l'inverse, les engrais organiques contenant de l'azote ont d'abord l'avantage d'avoir un rapport C/N élevé, favorisant la santé des sols, la séquestration du carbone par les sols et l'activité biologique des sols (Zhou et al., 2019). Dans ces engrais, les molécules azotées doivent d'abord être dégradées par les micro-organismes du sol pour que l'azote soit utilisable par la plante. De ce fait, l'azote se libère plus lentement, ce qui permet d'éviter les risques de lessivage. De plus, la fertilisation avec de l'azote organique peut se faire par des engrais produits localement, comme les déchets verts (déchets de tonte, parche de cacao, fumier, mulch de culture...).

Le principal inconvénient des engrais organiques avec de l'azote est qu'ils ne permettent pas le même contrôle de la nutrition azotée des bananiers qu'avec des engrais azotés minéraux. En effet, la minéralisation de l'azote « organique » dépend de nombreux facteurs (nature de l'engrais, température, humidité, type de sol, activité biologique des sols) et est, de ce fait, moins prévisible. De plus, les bananiers n'ont pas de réserve d'azote et prélèvent la quantité dont ils ont besoin au fur et à mesure (Lassoudière, 2007). Ils nécessitent donc d'azote disponible en continu et en quantité suffisante pour couvrir leur besoin.

Conclusions du I :

- Il existe dans le groupe Cavendish une diversité de cultivars, morphologiquement différents. Les cultivars utilisés dans les bananeraies commerciales appartiennent principalement au type Giant et ont l'avantage d'avoir une stature moyenne et d'être productifs avec un régime de bonne qualité selon les critères d'export.
- La performance agronomique des bananiers Cavendish dépend principalement de la quantité de fruits exportés. Il y a donc beaucoup d'attentes sur la quantité de fruits produits, liée au poids du régime, et sur la qualité des fruits par rapports aux critères de l'export (qualité esthétique et qualité vis-à-vis de la logistique).

- Depuis la fin des années 2000, les bananeraies des Antilles françaises opèrent une transition vers une agriculture moins consommatrice en produits chimiques, avec l'utilisation de pratiques alternatives aux intrants chimiques. Parmi ces pratiques, il y a l'effeuillage sanitaire, le maintien d'un couvert végétal sous bananeraie et l'utilisation d'engrais organiques contenant de l'azote.
- Ces pratiques peuvent néanmoins être contraignantes, puisque l'effeuillage réduit la surface photosynthétiquement active et donc la quantité de biomasse produite par la photosynthèse, le couvert végétal peut entrer en compétition avec les bananiers pour les ressources minérales du sol, et enfin parce que la disponibilité de l'azote est plus difficile à contrôler avec une fertilisation organique.

L'un des nouveaux enjeux de la culture de la banane d'exportation dans les Antilles françaises est donc le maintien de la performance agronomique des bananiers malgré un effeuillage sévère et/ou des ressources azotées limitées.

II- Présentation des mécanismes impliqués dans la performance agronomique des bananiers avec un effeuillage sévère/avec des ressources azotées limitées

A- Les relations source-puits chez le bananier

L'effeuillage sévère réduit la surface foliaire photosynthétiquement active et peut diminuer la source de molécules carbonées pour la plante. L'étude des relations sources-puits, qui sont liées à la synthèse et l'allocation des molécules carbonées dans la plante, permet de comprendre l'effet de l'effeuillage sévère sur la performance agronomique.

1) Définitions et présentation

. **Les « sources »** sont les organes fournissant des molécules carbonées. Les principaux organes « sources » sont les feuilles photosynthétiquement actives, produisant des molécules carbonées, réparties sous forme de saccharose dans l'ensemble des organes de la plante en ayant besoin.

. **Les « puits »** sont les organes ayant besoin de molécules carbonées et ne pouvant pas subvenir seuls à leur demande. Les organes « puits » sont principalement les organes en croissance. Les puits constituent la « demande » en molécules carbonées. Chez le bananier, pendant la phase de croissance végétative, les principaux puits sont les organes en croissance (nouvelles feuilles émises, pseudotrons, bulbe et système racinaire). Après la jetée de la fleur, le régime et le rejet successeur sont les principaux puits en compétition (Eckstein et al., 1995).

. **La force source** est la quantité disponible de molécules carbonées synthétisées par photosynthèse (Marcelis et al., 2004). Cette définition n'englobe que l'activité photosynthétique, et non l'utilisation des réserves carbonées. L'« offre » en carbone est constituée de la force source et des réserves.

La force source du couvert végétal est déterminée par son activité photosynthétique, donc par la surface interceptant le rayonnement lumineux et la conversion de ce rayonnement en molécules carbonées. La surface foliaire dépend directement du nombre de feuilles vivantes et de leurs surfaces. Si la force source des feuilles n'est pas suffisante pour répondre à la demande des puits après la sortie de l'inflorescence, les réserves venant du pseudotrunc et du bulbe peuvent être mobilisées.

. **La force puits** est la quantité de molécules carbonées utilisée par un organe pour son activité, par rapport à une quantité disponible limitée et en compétition avec d'autres puits (Marcelis, 1996). La force puits est définie comme le produit de deux composantes : la taille du puits et son activité, qui est souvent caractérisée par sa croissance.

D'après cette dernière définition, la force puits du régime dépend donc de sa taille (nombre de fruits et taille des fruits) et de sa vitesse de croissance (accumulation de matière sèche au cours du temps). La taille du régime est déterminée dès le virage floral du méristème. En effet, le nombre de mains et de fruits sur un régime dépendent directement du potentiel de croissance du bananier et de la quantité de molécules carbonées disponibles au moment du virage floral (Ganry, 1980; Jannoyer, 1995).

La taille des fruits est définie au moment de la sortie de l'inflorescence. Dès leur sortie du pseudotrunc, les fleurs femelles se différencient en fruits. Cette phase de multiplication cellulaire définit le nombre de cellules de la pulpe des fruits. Cette quantité est directement liée à la force source du bananier à ce moment-là (Jullien, 2000).

Enfin, la vitesse de croissance des fruits, et donc le remplissage du régime, dépend des relations source-puits après la sortie de l'inflorescence, à savoir de la quantité de molécules carbonées disponibles (offre) et du nombre de cellules des fruits à remplir (demande des puits) (Jullien et al., 2001b).

2) Relations source-puits et performance agronomique

La performance agronomique du bananier est déterminée par les relations source-puits tout au long du cycle, comme le montre la Figure 7. En effet, avant la sortie de l'inflorescence, les relations source-puits déterminent la quantité de biomasse allouée au pseudotrunc et au bulbe, donc la quantité de réserves mobilisables pendant la croissance des fruits. A l'induction florale, les relations source-puits déterminent le nombre de fruits et de mains. Ensuite, la taille des fruits, leur remplissage et finalement le poids du régime dépendent des relations source-puits pendant la phase de croissance

des fruits. Enfin, après la récolte du pied-mère, la biomasse allouée au rejet pendant le cycle du pied-mère détermine la qualité du cycle suivant.

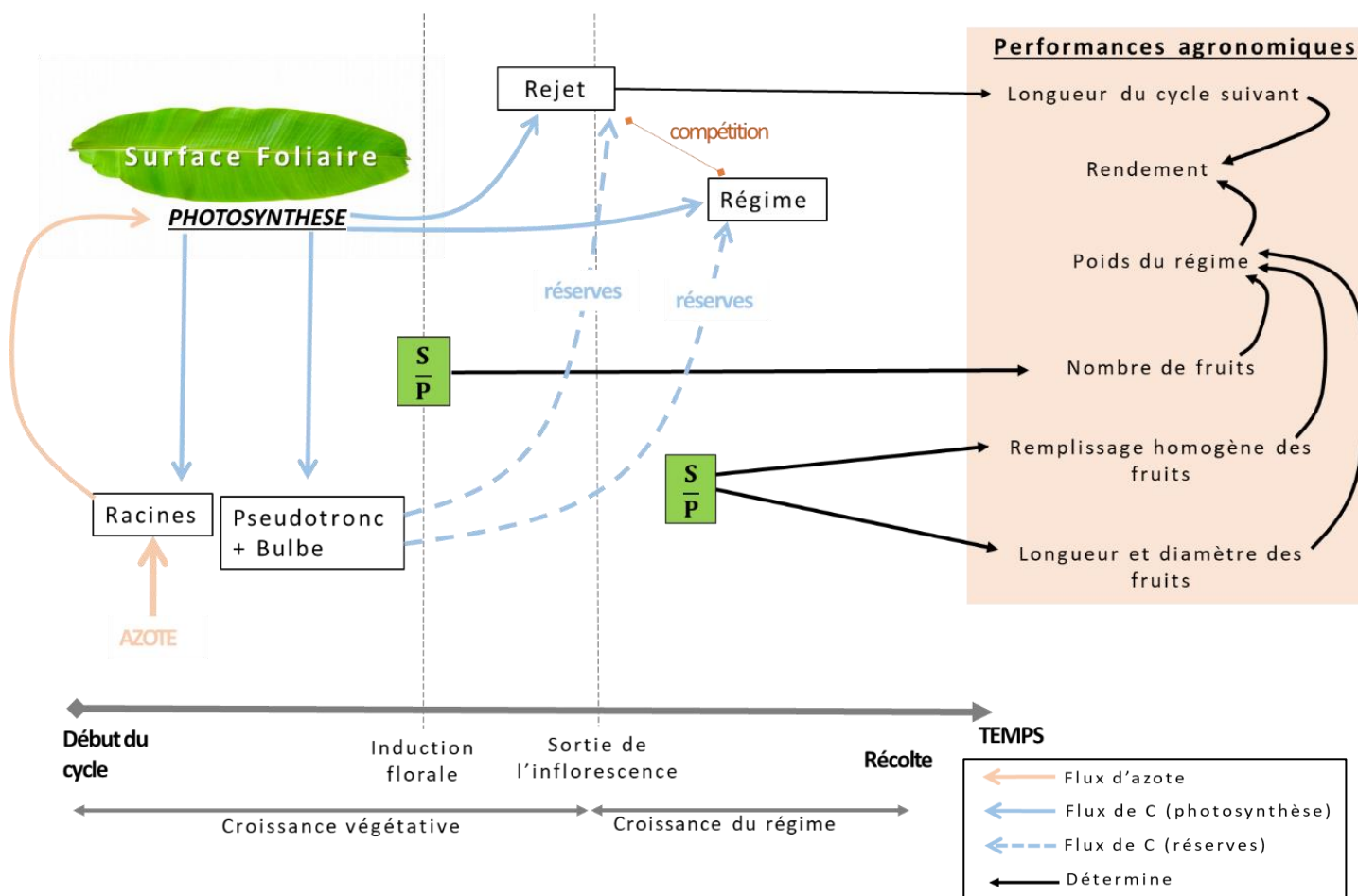


Figure 7 : Relations source-puits au cours du cycle du bananier et détermination du rendement. S/P = relation source-puits.

Les relations source-puits du bananier peuvent être modifiées par l'environnement et les pratiques culturales.

La densité de plantation joue sur la compétition pour la ressource lumineuse entre les individus. Une densité élevée diminue la quantité de rayonnement solaire reçue par un individu, et donc peut réduire la force source du couvert (Israeli et al., 1995). Dans le cas de plantations avec des individus au stade de développement hétérogène (donc des individus plus grands que d'autres) ou dans les cas d'associations avec des plantes plus hautes comme les arbres, les conséquences de l'ombrage sont les mêmes.

Pour réduire la compétition entre les mains du régime pour le remplissage, l'ablation précoce est réalisée. En effet, après la sortie de la fleur, au moment du remplissage du régime, une compétition existe entre les mains du régime et explique l'hétérogénéité de la taille des fruits (Jullien et al., 2001a). Si la force source n'est pas suffisante, le remplissage du régime est hétérogène, en faveur des mains du haut, avec parfois des fruits du bas 30 à 40% plus petits (Robinson and Galán Saúco, 2010).

L'ablation des fleurs mâles et des mains du bas permet de réduire la compétition entre les fruits ainsi que la « demande » totale du régime, assurant un remplissage plus homogène et de meilleure qualité (Daniells et al., 1994; J.-P. Meyer, 1975).

L'effeuillage sanitaire, utilisé pour lutter contre la cercosporiose, réduit la surface foliaire photosynthétiquement active. Cette pratique agit donc sur la force source du bananier tout au long de son cycle. De la même manière, le développement du champignon sur le bananier réduit la quantité de surface foliaire photosynthétiquement active.

Les stress hydriques et les carences en certains éléments fertilisants peuvent réduire l'activité photosynthétique et donc la force source. L'azote est le principal élément impliqué dans la photosynthèse et une diminution de la nutrition azotée limite la force source du couvert. Ainsi, les environnements secs sans irrigation, la fertilisation avec des engrais organiques, la compétition pour les ressources azotées du sol sont des facteurs pouvant limiter la force source.

B- Acquisition de l'azote par la plante

L'azote est l'élément le plus limitant pour la plante. Il est notamment impliqué dans les mécanismes liés à la photosynthèse, à l'activité métabolique et à la synthèse des protéines. Son acquisition dépend du système racinaire, de la demande de la plante ainsi que de la quantité d'éléments disponibles dans le milieu. La quantité d'azote disponible dans le milieu peut être modifiée par la fertilisation (apport) et par la compétition pour les ressources du sol avec d'autres espèces végétales (limitation).

1) Le système racinaire du bananier

Le système racinaire du bananier est de type adventive, composé d'un rhizome duquel émergent des racines adventives, qui se ramifient en racines latérales (primaires, secondaires, rarement tertiaire) (Lassoudière, 2007). Chaque racine adventive ramifiée forme un axe racinaire.

70% des racines du bananier se trouvent dans les 40 premiers centimètres sous la surface du sol, tandis que 90% des racines s'étendent à moins d'un mètre du pied du bananier (Draye et al., 2003).

Les diamètres des racines primaires sont en moyenne entre 2,2mm et 4,3mm, tandis que les diamètres des racines secondaires sont en moyenne entre 1,5mm et 0,3mm et ceux des racines tertiaires sont inférieurs à 1mm (Draye, 2002; Lecompte et al., 2005).

La croissance du système racinaire a lieu principalement pendant la phase de croissance végétative du bananier, donc avant l'émergence du régime. Les axes racinaires présents à la floraison sont maintenus pendant la phase reproductive avec un léger déclin de la quantité de racines (Blomme, 2000).

Le développement du système racinaire du bananier et son architecture dépend des conditions environnementales et des pratiques culturales. Par exemple, la compacité des sols peut impacter la vitesse de croissance et le développement des racines. En effet, Lecompte et al. (2003, 2005) ont observé sur des andosols de Guadeloupe que la vitesse de croissance des racines primaires était plus faible dans un sol compact, avec des racines tortueuses et entravées.

Lecompte et al., (2003) ont également observé des différences de l'architecture racinaire entre des conditions au champ et sous serre, avec des systèmes racinaires moins ramifiés et des racines de plus faibles diamètres sous serre. Les auteurs ont expliqué ce résultat par un plus faible rayonnement lumineux sous serre qu'au champs, donc une plus faible quantité de molécules carbonées disponibles pour le système racinaire.

Des travaux sur Grande Naine et Valery ont montré que l'architecture du système racinaire du bananier dépend de la vigueur de la plante (Araya, 2005). Dans cette étude, le système racinaire n'a pas été influencé par la technique de désherbage.

Le développement du système racinaire, son activité et son architecture influencent sa capacité d'acquisition de l'azote (Kiba and Krapp, 2016; Lynch, 2013). En effet, l'optimisation du prélèvement de l'azote par les racines peut être permise par une augmentation de la surface d'échange ainsi que de l'étendue du système racinaire. Cela est directement lié au taux de ramification des racines, à la profondeur d'enracinement et à la densité de longueur racinaire. De plus, selon leur diamètre et leur longueur, les racines n'ont pas le même rôle dans l'acquisition et l'utilisation des ressources (McCormack et al., 2015). Les petites racines sont principalement liées à l'absorption des éléments minéraux, alors que les racines secondaires sont plutôt liées au transport de ces éléments.

2) Prélèvement de l'azote par la plante et relation entre le système racinaire et la biomasse aérienne

Pour discuter des facteurs affectant la capacité de prélèvement du système racinaire, Turner (2003) a utilisé la formule de Nye and Tinker (1969), qui permet de calculer l'absorption des nutriments par le système racinaire :

$$\alpha = \frac{W}{W_r} \cdot \frac{C_m}{C_0} \cdot (R_w + R_c)$$

Où α est le coefficient de transfert apparent, W la biomasse de la plante, W_r la biomasse des racines, C_m la concentration des nutriments dans la plante, C_0 la concentration des nutriments à la surface des racines, R_w le taux de croissance relative and R_c le changement relatif de la concentration en nutriment dans le temps. $\frac{W}{W_r}$ est l'inverse de ce qu'on appelle le Root Mass Ratio, est qui la biomasse de racine par rapport à la biomasse totale.

L'absorption des nutriments par les racines dépend donc de facteurs liés à la morphologie de la plante et à sa croissance (W , W_r et R_w) et de facteurs de nutrition (C_m , C_0 , R_c). Les facteurs de nutrition peuvent être modifiés par la fertilisation.

D'après Garnier (1991), la quantité de nutriments dans une plante dépend du Root Mass Ratio, du taux spécifique de prélèvement (Specific Acquisition Rate, SAR) et du taux de croissance relative de la plante (Relative Growth Rate, RGR). En effet, le prélèvement de l'azote par les racines est un mécanisme actif et non un simple flux de masse comme c'est le cas pour d'autres éléments du sol (Delvaux and Rufyikiri, 2003). Le prélèvement de l'azote est piloté par l'accumulation de biomasse par la plante, c'est-à-dire sa croissance (Kussow et al., 2012).

Ainsi, l'acquisition de l'azote par les racines dépend à la fois de la taille du système racinaire par rapport à la taille totale de la plante, de la quantité d'azote dans le sol, qui constituent tous deux « l'offre » en azote, et de la croissance de la plante qui est la « demande » en azote.

C- Mécanismes de tolérance

En réponse à un effeuillage sévère ou un déficit azoté, la performance agronomique des bananiers peut être maintenue grâce à des mécanismes de tolérance. En agronomie, la tolérance est définie comme la capacité d'un individu à maintenir sa performance agronomique malgré un niveau de stress. La tolérance implique des mécanismes de compensation en réponse au stress, permettant de compenser les effets négatifs du stress. Sur des principes analogues aux travaux de Strauss and Agrawal (1999) en écologie, la tolérance est mesurée en agronomie comme la différence de rendement entre une condition non stressante et une condition stressante. Si cette différence est négative ou nulle, l'individu a amélioré ou maintenu son rendement malgré le stress et il est tolérant. A l'inverse, si la différence est positive, l'individu n'a pas maintenu son rendement malgré le stress et n'est donc pas tolérant (Figure 8).

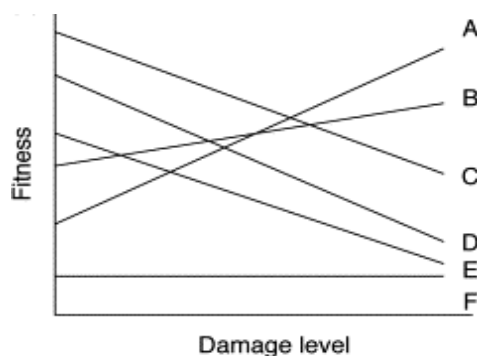


Figure 8 : Figure de Strauss et Agrawal (1999) pour illustrer les différentes approches de la tolérance. Dans leur cas d'étude, il s'agit de tolérance à l'herbivorie. Sur le graphique, la pente de la courbe montre l'impact de l'herbivorie sur le fitness des plantes. F a une compensation totale (pente =0), tandis que A et B ont surcompensés (pente >0). F, A et B sont tolérants. Concernant C, D et E, leur compensation est insuffisante (pente <0), ils ne sont pas tolérants.

1) Tolérance à une diminution de la force source

D'après les travaux de Ney et al., (2013) la tolérance à une réduction de la surface foliaire peut être permise par une compensation morphogénétique, une compensation fonctionnelle ou par l'effet tampon des réserves. La compensation morphogénétique consiste en une adaptation des surfaces foliaires produites, par la vitesse d'émission des feuilles ou par une augmentation des surfaces, pour compenser la « perte » de surface foliaire. La compensation fonctionnelle est une augmentation du taux de conversion de la photosynthèse : la surface foliaire restante est plus « efficace ». Enfin, si la force source du couvert ne permet pas de répondre aux besoins des puits, les réserves des plantes peuvent être mobilisées. Chez les bananiers, les études à ce sujet montrent, qu'en réponse à un effeuillage, la compensation peut se traduire par un allongement du cycle (Daniells et al., 1994) et par une augmentation du taux d'assimilation de CO₂ (Robinson et al., 1992), suggérant une augmentation de l'activité photosynthétique et de l'indice de conversion (Turner et al., 2007). Bien qu'il n'y ait pas eu d'études observant d'autres mécanismes de compensation sur bananier, cela ne signifie pas qu'ils n'existent pas.

Ensuite, un rapport source-puits élevé permettrait une meilleure tolérance à une diminution de la force source. Cela a été montré notamment sur tomate (Li et al., 2015), où le cultivar le plus tolérant à une diminution de la force source était celui avec le plus haut rapport source-puits, et le plus faible potentiel de force puit. En réponse à une diminution de la force source, réduire la force puits (par éclaircissement, avortement de certains fruits, réduction de la taille maximale des puits) permet de maintenir un bon remplissage des puits et ainsi les performances de la plante, comme cela a pu être observé sur bananier, palmier à huile, colza, pêche et soja (Daniells et al., 1994; Kumar et al., 2010; Pallas et al., 2013; Proulx and Naeve, 2009; Zhang and Flottmann, 2018).

2) Tolérance à des ressources azotées limitées

Concernant la compensation à une réduction des ressources azotées, elle peut être permise par la plasticité du système racinaire (modification de l'acquisition de l'azote) et de l'appareil végétatif (modification des besoins en azote). Cela a été montré notamment sur le riz (Ogawa et al., 2014) et sur le millet (Liu et al., 2020). A notre connaissance, la plasticité du système racinaire n'a pas encore été observée sur bananier.

De plus, un système racinaire développé et actif permet une meilleure tolérance à des ressources azotées limitées. Un cultivar avec une plus faible demande en azote serait moins impacté par des faibles ressources azotées. Dans des travaux sur maïs (Tollenaar and Wu, 1999), les cultivars tolérants à des faibles niveaux d'azote avaient un système racinaire plus actif, une meilleure absorption de l'azote et un meilleur ratio source-puits (surface foliaire – nombre de grains à remplir).

L'ajustement des relations source-puits permettrait également de compenser une réduction de l'azote. En effet, dans les travaux de Tollenaar and Wu (1999) sur maïs, en réponse à une faible fertilisation azotée, la vitesse de croissance des épis et le nombre de grains par plants ont diminué, permettant un ajustement du ratio source-puits et le maintien d'un bon rendement chez un cultivar tolérant. Sur bananier, Damour et al., (2012) ont observé un retard de floraison provoqué par une faible fertilisation azotée. Ils l'interprètent comme un moyen de compenser la diminution de l'activité photosynthétique provoqué par le déficit azoté en augmentant la période d'exposition à la lumière, permettant de maintenir la production de biomasse.

Conclusion du II :

- Les relations sources-puits sont des mécanismes moteurs dans l'élaboration du rendement et sont directement impactées par l'environnement et les pratiques culturales, notamment l'effeuillage et la réduction de la disponibilité en azote. Ces mécanismes impliquent des organes « sources » (couvert végétal), des organes « puits » (régime, rejet et pseudotrunc) et leurs activités (force source et force puit).
- Le prélèvement de l'azote par le bananier dépend du système racinaire qui permet de fournir l'azote (offre) ainsi que de la biomasse aérienne, dont la croissance constitue la demande de la plante.
- La tolérance à une force source limitée ou à des ressources azotées limitées dépend de mécanismes de compensation, qui sont très liés aux relations source-puits et à la plasticité des organes impliqués dans l'acquisition des ressources carbonées et azotées. La tolérance se mesure en comparant la performance agronomique des individus dans différents niveaux de stress.

Pour répondre à l'enjeu d'avoir des cultivars avec une grande performance agronomique malgré un effeuillage sévère et/ou des ressources azotées limitées, il faut : d'une part étudier les bananiers par rapport à ces mécanismes, d'autre part évaluer les cultivars sur leur performance dans des conditions de culture suboptimales pour évaluer leur tolérance à ces conditions de culture.

III- L'évaluation des cultivars de Cavendish : analyse bibliographique et proposition d'une nouvelle approche

De nombreuses études ont été réalisées pour comparer les cultivars de Cavendish entre eux et sélectionner les plus performants. Une analyse bibliographique a été réalisée ici afin d'identifier les critères d'évaluation de ces bananiers et les idéotypes recherchés lors de la sélection et la diffusion des cultivars utilisés actuellement pour l'export. Un autre objectif de cette analyse a été de rassembler les connaissances sur les différences entre les cultivars de Cavendish. A l'issue de ce travail, une nouvelle approche par traits fonctionnels sera présentée et proposée pour évaluer les cultivars de Cavendish.

A- Analyse bibliographique des études comparant les cultivars de Cavendish : de 1960 à aujourd'hui

1) Méthode utilisée

Pour réaliser l'étude bibliographique, une recherche sur Google Scholar et Musalit avec les mots clés « cultivar », « Cavendish », « selection », « comparaison » (en français et en anglais) a permis une première sélection d'articles et de rapports scientifiques. Au sein de cette sélection n'ont été gardées que les publications soumises à comité de lecture et les thèses de doctorat, où les cultivars du groupe Cavendish étaient clairement identifiés sur la base de la classification proposée par Simmonds (1956). Les publications retenues pour l'analyse bibliographique sont les suivantes : Holder and Gums, 1981; Simmonds, 1956; Monnet, 1961; Stover, 1982; Turner and Barkjus, 1981; Turner and Hunt, 1984; Stover, 1988; Galán Saúco et al., 1991; Hills et al., 1992; Robinson et al., 1993; Johns, 1994; Galán Saúco et al., 1995; Daniells, 1986; Lagerwall, 1997; Eckstein et al., 1998; Galán Saúco et al., 1998b a, 1998a b; Méndez Hernández, 1998; Nuno et al., 1998; Gubbuk et al., 2004; Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Fonsah et al., 2007; Quénéhervé, 2012 ; Gubbuk et al., 2020.

2) Contexte et critères d'évaluation des études

Ces études ont été réalisées sur des bananiers cultivés de manière intensive avec un recours systématique aux intrants chimiques (engrais et produits phytosanitaires) et souvent à l'irrigation. Ces conditions de culture, similaires aux conditions de culture des bananeraies pour l'export, plaçaient le bananier dans des conditions non limitantes, avec pour objectif de permettre la pleine expression de son potentiel de production. Certaines études se déroulent en zones subtropicales (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Galán Saúco et al., 1998a, 1998b, 1995, 1991; Gubbuk et al., 2020; Hills et al., 1992; Johns, 1994; Lagerwall, 1997; Méndez Hernández, 1998; Nuno et al., 1998; Robinson et al., 1993; Turner and Barkjus, 1981; Turner and Hunt, 1984) et d'autres en zones tropicales (Daniells, 1986; Fonsah et al., 2007; Holder and Gums, 1981; Monnet, 1961; Quénéhervé, 2012; Simmonds, 1956; Stover, 1988, 1982). Parmi les études réalisées en zone subtropicale, certaines

ont été conduites sous serre (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Galán Saúco et al., 1998a; Gubbuk et al., 2020; Gübbük et al., 2004; Méndez Hernández, 1998).

Les critères d'évaluation des cultivars et leur fréquence de mesure dans les études sont représentés dans le Tableau 2. Les critères d'évaluation sont relatifs à (i) la productivité des bananiers, (ii) la pomologie des fruits, (iii) la morphologie des bananiers, (iv) leur phénologie et (v) leur physiologie.

Les critères relatifs à la productivité et à la pomologie ont été utilisés pour évaluer le rendement des bananiers. Les critères évaluant les chutes (% de bananiers récoltés, % chutes, cause des chutes) traduisent une préoccupation relative au parasitisme tellurique (charançon et nématode) qui occasionne un déracinement des bananiers.

Concernant les critères morphologiques, certains critères (hauteur, circonférence, rapport hauteur/circonférence) ont été utilisés pour évaluer la conduite au champ. Ils montrent une préoccupation concernant la résistance au vent et la facilité de réalisation des interventions sur la plante. D'autres semblent purement descriptifs sans lien évident avec le fonctionnement de la culture (leaf ratio, surface foliaire, longueur des feuilles, largeur des feuilles, biomasse des feuilles, nombre de feuilles).

Les critères phénologiques ont surtout servi à évaluer le développement de plusieurs cultivars dans des conditions différentes, comme entre des régions (Lagerwell, 1997), entre des systèmes en champ et sous serre (Eckstein et al., 1998 ; Galan Saúco et al., 1998 ; Mendez Hernandez, 1998 ; Gübbük et al., 2004 ; Cabrera Cabrera et Galan Saúco, 2005) ou entre des densités de plantation (Lagerwell, 1997 ; Galan Saúco et al., 1991).

Enfin, les critères physiologiques sont principalement à but descriptif. A part Stover (1982) qui a utilisé le LAI (Leaf Area Index) pour discuter de la densité de plantation supportée par plusieurs cultivars, les études ayant mesuré ces critères ne les ont pas utilisés dans leur conclusion.

Les critères les plus utilisés dans ces études sont la hauteur, le poids du régime, la circonférence, le nombre de mains et la durée du cycle, avec respectivement 87%, 87%, 70%, 61% et 61% des études les ayant utilisés. Cela montre qu'il y avait une préoccupation majeure autour du rendement des bananiers, de leur robustesse et de la facilité de conduite au champ, qui constituent la performance agronomique des bananiers.

Variables mesurées	Nombre d'études les mesurant	Objectifs de la variables
<u>Productivité</u>		
Poids du régime	20	Mesure de la productivité d'un individu
Nombre de mains	14	
Nombre de fruits	4	
Nombre de fruits/mains	5	
Poids d'une main	1	
Poids total des fruits	1	
Longueur du régime	3	
Durée du cycle *	14	Paramètre du rendement – Mesurer le développement
Poids des fruits commercialisables	1	Estimation du rendement net
(Poids du régime*nb plants/ ha)*%plants récoltés	1	Estimation du rendement brut
Nombre de régime/an	1	
Nombre de régime/ha	1	
Poids des fruits produits par 5 plants jusqu'à 2.5 an après plantation	1	
Tonne produite/ha/an	3	Mesure du rendement brut
Poids du régime*nb plants/ ha	1	Mesure du potentiel de rendement
%plants récoltés	2	Estimation des pertes
% chutes	1	
Causes des pertes	1	
Nombre de nematode	1	Estimation de la sensibilité aux nématodes
Poids du régime/taille du pseudotrunc	2	Estimation de la part de biomasse allouée au régime
<u>Pomologie</u>		
Diamètre du fruit	8	Qualité des fruits par rapport aux exigences du marché
Longueur du fruit	10	
Poids d'un fruit	2	
<u>Morphologie</u>		
Circonférence	16	Estimation de la robustesse
Rapport hauteur/circonférence	3	Estimation de la sensibilité au vent – Classification taxonomique
Hauteur	20	
Rapport longueur/ largeur de la feuille	4	Classification taxonomique des variétés -Description
Surface foliaire	4	Description
Longueur des feuilles	7	
Largeur des feuilles	7	
Longueur des pétiole	2	
Matière Sèche des feuilles	1	
Nombre de feuilles	4	
<u>Phénologie</u>		
Rythme d'émission foliaire	7	Mesurer le développement, principalement dans des conditions différentes.
Nombre de feuilles à la jetée du régime	4	
Nombre de feuilles à la récolte	2	
Durée du cycle *	14	Paramètre du rendement – Mesurer le développement
<u>Physiologie- Ecophysiologie</u>		
Leaf Area Index (LAI)	3	Estimer la capacité à croître à haute densité – Description
Taux d'assimilation du CO ₂ des feuilles	1	Description
Densité stomatale	1	
Concentration en nutriments des feuilles	2	

Tableau 2 : Critères d'évaluation des cultivars de bananiers et leur fréquence d'utilisation dans les articles de l'analyse bibliographique. * La durée du cycle est présente à deux catégories du tableau. Les variables mesurées sont principalement liées au rendement.

3) Résultats de ces études : Grande Naine et Williams sont les cultivars les plus performants pour l'export

Grande Naine et Williams ressortent comme les cultivars les plus performants dans les systèmes de culture bananiers industriels en raison de leur stature moyenne comparée aux grands bananiers de type Robusta, de leur forte productivité, de la qualité de leur fruit pour l'export et de la possibilité de les planter à haute densité (Eckstein et al., 1998a; Fonsah et al., 2007; Galán Saúco et al., 1998a, 1995, 1991; Gübbük et al., 2004; Hameed, 2008; Hills et al., 1992; Lagerwall, 1997; Méndez Hernández, 1998; Monnet, 1961; Robinson et al., 1993; Robinson and Nel, 1985; Stover, 1988, 1982). Grande Naine est définie par Stover (1982) comme plante modèle et Williams comme bananier le plus productif par Daniells (1986).

Williams est plus apprécié que Grande Naine dans les régions subtropicales car considéré comme moins sensible au vent et aux variations de température rencontrées dans ces régions (Hills et al., 1992; Lagerwall, 1997; Robinson and Nel, 1985). Fonsah et al., (2007) le reconnaissent comme plus tolérant à des conditions stressantes par rapport à Zelig et Grande Naine, notamment par le maintien de la conformité de ses fruits malgré des conditions de culture suboptimales. D'après Robinson et al. (1993), ses régimes seraient plus conformes aux critères esthétiques pour l'export que Dwarf Cavendish, qui était traditionnellement le cultivar le plus cultivé dans certaines régions subtropicales. Chinese Cavendish est considéré par Robinson et al., (1993) comme le bananier idéal pour les régions subtropicales, car il est plus petit et plus robuste que Williams, avec un cycle de culture plus court et un régime de meilleure qualité. Ces données sont contredites par Eckstein et al. (1998), qui attribuent à Grande Naine et Williams de meilleures performances que Chinese Cavendish.

Dans les îles Canaries, le potentiel de Grande Naine pour remplacer Dwarf Cavendish a été identifié dès le début des années 1990 (Galán Saúco et al., 1991). Les travaux de sélection ont permis d'identifier un cultivar de Dwarf Cavendish, Gruesa, plus performant en terme de rendement, qui est devenu le principal bananier cultivé aux Canaries (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Robinson and Galán Saúco, 2010).

La stratégie de sélection variétale s'est ainsi concentrée autour des bananiers de taille moyenne, comme Grande Naine et Williams, qui ont été adoptés par le marché mondial (Robinson and Galán Saúco, 2010).

4) Limites de ces études pour sélectionner des cultivars performants dans des conditions suboptimales

Les cultivars ont été sélectionnés uniquement sur leur performance agronomique dans des systèmes de monoculture à haut niveau d'intrants chimiques. Les bananiers actuellement cultivés sont donc très performants dans des conditions de culture intensives, mais leurs performances en termes

de rendement sont impactées lorsque les conditions de culture sont suboptimales. En effet, de façon générale aux espèces cultivées, les idéotypes pour les systèmes à haut niveau d'intrants chimiques ne sont pas adaptés à des conditions de culture limitantes, qui nécessiteraient des idéotypes avec des critères spécifiques à ces systèmes (Lammerts van Bueren et al., 2002). Cela a été décrit sur différentes espèces, comme le blé (Semenov and Stratonovitch, 2013), le coton (Loison et al., 2017), le pois (Ravasi et al., 2020) et le tournesol (Debaeke et al., 2021).

De plus, plusieurs exemples montrent l'intérêt d'évaluer des cultivars dans des environnements contrastés en terme de disponibilité des ressources pour sélectionner des cultivars tolérants à des ressources minérales et hydriques limitées (Bänziger et al., 2006; Mwadzingeni et al., 2016). Ces études soulignent également l'intérêt de mesurer des variables liées aux mécanismes de tolérance au stress. Gilliham et al. (2017) ont montré l'intérêt de considérer les mécanismes physiologiques, génétiques et agronomiques impliqués dans la tolérance pour sélectionner des cultivars tolérants à des stress abiotiques. Ainsi, sélectionner des cultivars performants dans des conditions suboptimales nécessite soit d'évaluer les cultivars dans des conditions suboptimales, soit d'évaluer les cultivars sur des critères liés aux mécanismes impliqués dans les tolérances à ces conditions.

Enfin, les études comparant les cultivars de Cavendish montrent qu'il y a des différences morphologiques (hauteur du pseudotrunc, surface foliaire, nombre de fruits) et physiologiques (LAI, taux d'assimilation du CO₂, densité stomatale) (Lagerwall, 1997; Robinson et al., 1993; Stover, 1982). Ces données ont été utilisées dans les études uniquement pour décrire les cultivars, sans interpréter les conséquences en termes d'acquisition des ressources et sur les besoins du bananier.

B- Proposition d'une nouvelle approche de caractérisation des cultivars de Cavendish

1) Nouvelle interprétation des connaissances existantes

Dans cette partie, nous avons repris les résultats des études citées dans le III-A. Ces études ont interprété les différences entre les cultivars uniquement sous un angle productiviste. Pourtant, les résultats montrent qu'il existe des différences physiologiques et écophysiologiques au sein du groupe Cavendish, qui n'ont pas été interprétées jusqu'alors.

Les études montrent que les appareils foliaires sont différents, notamment par le nombre de feuilles émises, la surface foliaire, et le LAI (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Galán Saúco et al., 1995, 1991; Gübbük et al., 2004; Lagerwall, 1997; Robinson et al., 1993; Stover, 1982). Le LAI est le rapport entre la surface foliaire totale et la surface du couvert projetée au sol, et dépend de l'architecture du couvert (nombre de feuilles, surface foliaires, angle d'insertion des feuilles

sur le pseudotrunc). D'après le modèle de Monteith (1977), le LAI détermine l'acquisition de la lumière d'un peuplement et il est le moteur de la synthèse de biomasse. Le LAI et la surface foliaire sont donc des indicateurs de la production de biomasse et des besoins des bananiers. Les grands bananiers (Poyo, Valery, Americani) ont des feuilles de plus grandes surfaces et, à densité égale, des LAI plus importants que les bananiers de moyennes stature (Grande Naine, Williams). Les petits bananiers (Dwarf Cavendish) ont les plus petites feuilles et les plus petits LAI.

Ainsi, les surfaces foliaires, le nombre de feuilles émises et les LAI sont différents entre les cultivars. De ce fait, l'interception de la lumière serait différente entre les cultivars ainsi que la production de biomasse par la photosynthèse, et les besoins de la plante en éléments minéraux. De plus, les mesures du taux d'assimilation du CO₂ et de la densité stomatale faites par Robinson et al., (1993) montrent des différences significatives d'activité photosynthétique entre les cultivars.

L'allocation de la biomasse produite est également différente entre les cultivars. En effet, les rapports poids du régime / hauteur du pseudotrunc ne sont pas les mêmes entre les cultivars (Galán Saúco et al., 1991; Robinson et al., 1993; Turner and Hunt, 1984). Donc, certains cultivars allouent préférentiellement leur biomasse au régime plutôt qu'au pseudotrunc. Les auteurs observent un rapport poids du régime/hauteur plus élevé chez les petits bananiers, comme Dwarf Cavendish, que chez les bananiers moyens, comme Grande Naine et Williams, et les hauts bananiers, comme Poyo.

De plus, les études montrent que les cultivars n'ont pas le même nombre de fruits par régime. Les grands bananiers, comme Poyo par exemple, ont souvent moins de fruits que les bananiers de moyenne taille. Il y a également des différences entre des bananiers de tailles similaires. Le nombre de fruits détermine la demande du régime en carbone (Jullien et al., 2001b), dont dépend son remplissage. Les cultivars n'ont ainsi pas la même demande du régime en carbone.

En complément des données relevées dans ces études, des différences de tolérance à l'effeuillage ont été observées. En effet, Dens et al., (2008) ont observé que l'effeuillage n'a pas le même effet sur les poids des régimes de Grande Naine et de Williams. La tolérance à un effeuillage peut être permise par une compensation morphologique, une compensation fonctionnelle ou par l'effet tampon des réserves (Ney et al., 2013). Puisque le rapport poids du régime/hauteur pseudotrunc n'est pas le même, on peut émettre l'hypothèse que les réserves disponibles pour compenser l'effeuillage ne sont pas identiques entre les cultivars de Cavendish.

Aucune étude n'a comparé le système racinaire des cultivars de Cavendish. Cependant, les différences morphologiques entre les cultivars concernant les parties aériennes laissent supposer des différences concernant les systèmes racinaires. Blomme (2000) a comparé le système racinaire et le rapport entre les parties aériennes et souterraines de 27 cultivars du genre *Musa*. Il a observé des différences entre les cultivars, ainsi que des relations allométriques entre des traits racinaires et des traits aériens. Des

relations allométriques similaires ont été observées sur les African highlands banana (Sebuwufu et al., 2004).

2) Revoir les « traits » pour la sélection : utilisation d'une approche par traits fonctionnels

L'amélioration variétale repose principalement sur la description des espèces selon des critères morphologiques, liés à leur performance agronomique, comme par exemple le nombre de fruit, le poids des fruits, la vitesse de croissance et la taille de la plante. Ces critères, plus communément appelés des traits, permettent de caractériser les cultivars principalement selon leur productivité, sans décrire leur fonctionnement.

En écologie fonctionnelle, un trait fonctionnel est défini comme « une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu et qui affecte sa performance individuelle sans référence à l'environnement ou tout autre niveau d'organisation » (Violle et al., 2007). L'approche par traits fonctionnels – Trait Based Approach en anglais- (TBA) permet notamment d'étudier l'interaction des plantes avec leur environnement par la mesure de traits fonctionnels.

Les traits fonctionnels permettent de représenter le comportement des organismes en réponse à une contrainte du milieu (filtre) et l'effet des organismes sur un écosystème (Lavorel and Garnier, 2002). En partant du postulat qu'un agroécosystème est un écosystème dont les paramètres de sortie sont (directement ou indirectement) à destination de l'Homme (Lescourret et al., 2015), la sélection agronomique des variétés cultivées repose sur des principes analogues. D'après Milla et al. (2014), les traits fonctionnels utilisés sur les plantes d'intérêt agronomique devraient différer des traits de domestication classiquement utilisés en sélection. Bien que la TBA soit majoritairement utilisée pour l'étude des écosystèmes naturelles, elle a déjà fait l'étude d'application à des agrosystèmes (Damour et al., 2015, 2018; Garcia et al., 2019; Martin and Isaac, 2015) et semble une méthode prometteuse en agronomie (Garnier and Navas, 2012; Lescourret et al., 2015; Milla et al., 2014; Prieto et al., 2017).

En bananeraies, les TBA ont été utilisées sur les PdS, avec plusieurs travaux ayant caractérisé des espèces de PdS selon leur attribut. Dans sa thèse, Tardy (2015) a caractérisé différentes espèces de PdS utilisées comme couverts végétaux, selon des traits relatifs à leur compétition pour la lumière et les ressources du sol. Rakotomanga (2021), quant à elle, a caractérisé différentes PdS pour des services attendus dans les jachères. Autre exemple, Damour et al. (2014) ont établi les profils fonctionnels de différentes PdS, afin d'évaluer leur service au système et d'aider au choix de l'espèce à implanter dans le système.

Conclusion du III :

- Les cultivars de Cavendish actuellement cultivés ont principalement été étudiés selon des critères de rendement, dans des conditions intensives et non limitantes. Pourtant les nouveaux enjeux de la culture bananière poussent à revoir ces critères de sélection et redéfinir les idéotypes.
- La diversité morphologique, phénologique et liée aux caractéristiques du régime entre les cultivars nous a permis de supposer qu'il existe une diversité fonctionnelle au sein du groupe Cavendish liée à (i) la production de biomasse et son allocation, et à (ii) l'absorption des ressources du sol et les besoins de la plante.
- La TBA est une méthode prometteuse pour l'évaluation variétale, qui permettrait d'évaluer les cultivars sur leur interaction avec l'environnement et sur d'autres critères que le rendement uniquement.

Nous proposons d'étudier la performance agronomique à un effeuillage sévère et à des ressources azotées limitées de cultivars de Cavendish avec des traits fonctionnels liés à leur relation source-puits et l'acquisition des ressources azotées limitées.

Problématique, hypothèses et démarche expérimentale

I- Problématique et questions de recherche

Notre étude bibliographique a mis en évidence que les cultivars de Cavendish ont été seulement caractérisés et étudiés sur des critères de performance agronomique dans des conditions de culture non limitantes, alors que les nouveaux enjeux environnementaux de la culture bananière poussent à chercher des cultivars adaptés à des conditions de culture suboptimales.

Derrière le terme de « conditions suboptimales » le travail de thèse s'est concentré autour (i) des ressources azotées limitées, pouvant être dues à l'utilisation d'engrais organiques riches en azote plutôt que d'engrais azotés minéraux et à la compétition avec un couvert végétal, et (ii) de la diminution de la quantité de molécules carbonées produites par photosynthèse, pouvant être induite par un effeuillage sanitaire sévère.

De plus, notre étude bibliographique suggère que les cultivars du groupe Cavendish présentent des différences vis-à-vis des relations source-puits ainsi que de l'acquisition de l'azote. Le rôle des relations source-puits dans le déterminisme de la performance agronomique, et plus particulièrement du poids du régime, est bien connu chez le bananier. Néanmoins, aucune étude n'a évalué les différences de déterminisme du poids du régime entre les cultivars du groupe Cavendish.

Les relations source-puits et l'acquisition de l'azote sont directement liées à la performance agronomique des bananiers dans des conditions de culture suboptimales, et peuvent être étudiées grâce à la mesure de traits fonctionnels. Nous proposons d'utiliser une approche par traits fonctionnels pour caractériser une gamme de cultivars de bananiers Cavendish pour leur performance agronomique avec un effeuillage sévère et/ou des ressources azotées limitées. Nous ne nous intéresserons pas aux mécanismes de compensation en réponse à un stress.

L'objectif commercial de la thèse est de décrire les cultivars sur leur performance agronomique dans différentes conditions de culture, afin de pouvoir déterminer pour chaque cultivar dans quel(s) ITK il serait le plus conseillé.

Les questions de recherche (QR) auxquelles nous essaierons de répondre sont les suivantes :

QR 1 = Quelles sont les différences de relations source-puits et d'acquisition des ressources azotées entre les cultivars du groupe Cavendish ?

QR 2 = Quels sont les traits associés à la performance agronomique avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées ?

QR 3 = Dans des ITK suboptimaux, quel(s) est(sont) le(s) cultivar(s) le(s) plus performant(s) ?

La QR 1 sera traitée dans les Chapitres 1 et 2, la QR 2 dans le Chapitre 2 et la QR 3 dans les Chapitre 3 et 4. Enfin, nous traiterons l'objectif commercial de la thèse dans la Discussion générale, en faisant un bilan des résultats obtenus dans l'ensemble des Chapitres.

II- Hypothèses de recherche

A- Hypothèses sur les différences de rapport source-puits et d'acquisition des ressources azotées des cultivars

L'étude bibliographique des travaux décrivant les bananiers a permis de montrer qu'il existait des différences morphologiques entre les cultivars de Cavendish, pouvant être reliées à des différences de production et d'allocation de la biomasse (différence de LAI, de rapport poids du régime/hauteur du pseudotrunc, de caractéristiques du couvert végétal et du régime...). Cette observation nous a permis d'établir les hypothèses suivantes :

Hyp 1 : Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes relations source-puit.

Hyp 2 : Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes schémas d'allocation de la biomasse.

De plus, les travaux de Blomme (2000) menés sur les rapports shoot:root de différentes espèces de bananiers montrent qu'il existe des différences du système racinaire liées aux différences morphologiques des organes aériens. En extrapolant ce résultat sur les cultivars du groupe Cavendish et en prenant en compte les différences morphologiques au sein du groupe Cavendish, cela nous permet d'émettre les hypothèses suivantes :

Hyp 3 : Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes caractéristiques du système racinaire.

Hyp 4 : Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes rapports R:S.

Enfin, concernant le déterminisme du poids du régime chez les différents cultivars, dans sa thèse, Ganry (1980) a observé que les relations entre le potentiel de croissance au moment du virage floral et le nombre de fruits par régime n'étaient pas les mêmes entre Poyo et Americani. Compte tenu de ces résultats et des différences supposées en termes de relations source-puits entre les cultivars, nous émettons l'hypothèse suivante :

Hyp 5 : Les relations entre le déterminisme du poids du régime et les relations source-puits sont quantitativement différentes entre les cultivars de Cavendish.

B- Hypothèses sur la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et sur les cultivars performants avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées

A notre connaissance, aucune étude n'a été menée sur la performance agronomique des cultivars de Cavendish dans des conditions de cultures suboptimales. Il est connu que des ITK limitants impactent négativement la performance agronomique des bananiers, mais il n'a pas encore été

observé si cet impact négatif était le même entre différents cultivars de Cavendish. Nous émettons les hypothèses suivantes :

Hyp 6 : Les cultivars de Cavendish n'ont pas la même performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales.

Hyp 7 : La performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales peut être prédite par des traits caractérisant les relations source-puits et la capacité d'acquisition de l'azote.

Nous étudions la performance agronomique des cultivars avec un effeuillage sévère et avec des ressources azotées limitées selon un modèle offre-demande pour le carbone (C) et pour l'azote (N) (Figure 9).

L'offre en C dépend principalement de la surface foliaire et de son activité photosynthétique, qui peut être impactée par un effeuillage sévère et/ou par des ressources azotées limitées. La demande en C dépend de la force des puits, de la compétition entre les puits et de l'allocation de la biomasse entre les puits.

L'offre en N dépend principalement des racines (source en N) et de la quantité d'azote disponible dans le sol, qui peut être modifiée par la fertilisation et/ou par la compétition avec d'autres espèces. La demande pour l'azote est la croissance de la plante.

On notera que les relations offre-demande C et offre-demande N sont extrêmement liées. En effet, l'offre en C constitue la demande en N (= biomasse produite). De plus, l'offre en N fait partie de la demande en C, puisque le développement du système racinaire (source en N) dépend de la biomasse allouée à celui-ci (puits en C), que l'on peut étudier par le rapport R:S.

Nous émettons les hypothèses suivantes :

Hyp 8 : Les cultivars ayant une grande offre et une faible demande sont les plus performants dans des conditions suboptimales (= effeuillage sévère ou ressources azotées limitées).

Cela implique que :

Hyp 8 A : les cultivars les plus performants avec un effeuillage sévère ont un rapport source-puits élevé ;

Hyp 8 B : les cultivars les plus performants avec des ressources azotées limitées ont une faible demande de la plante en azote mais un rapport R:S élevé.

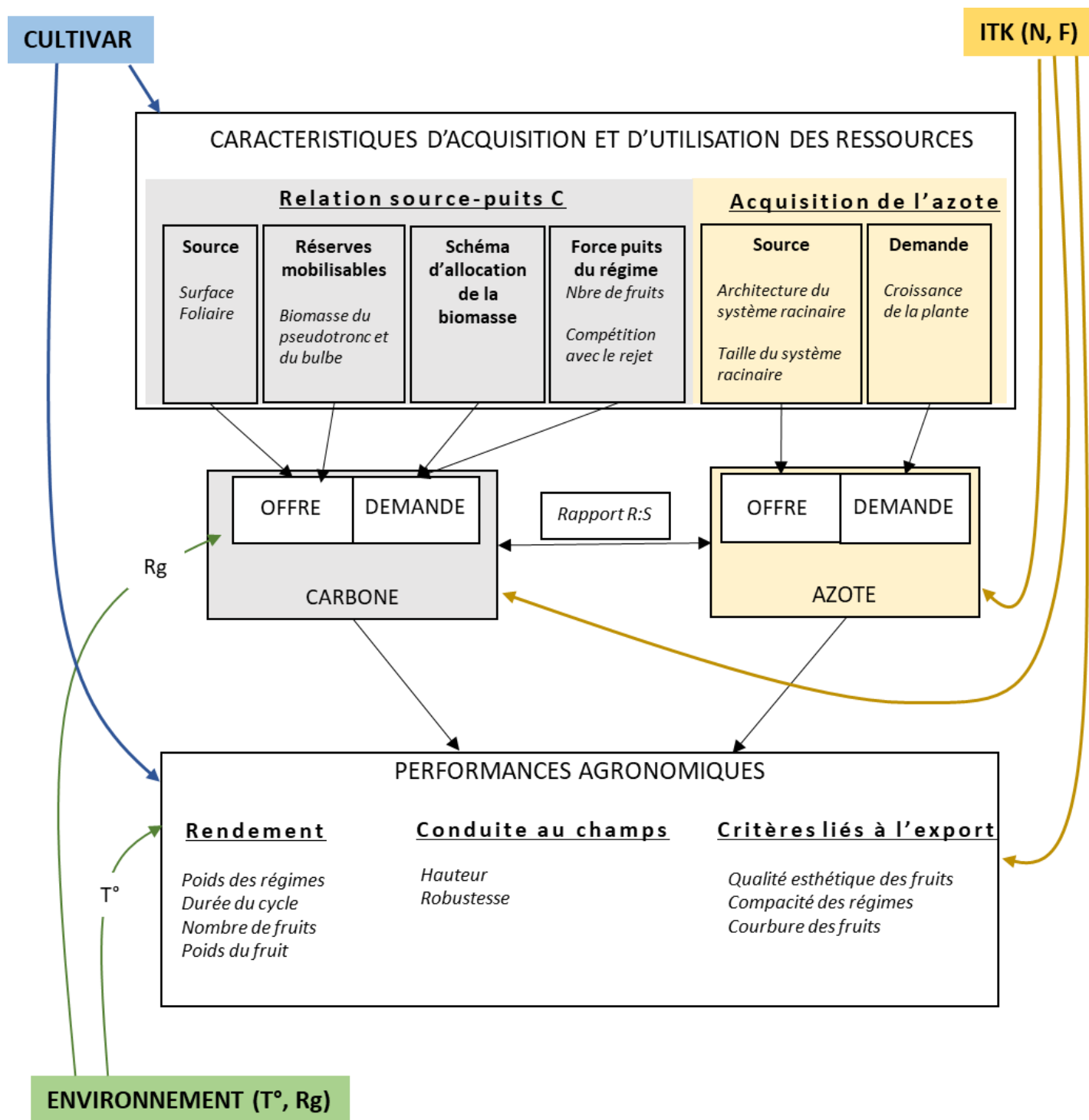


Figure 9 : Schéma conceptuel expliquant le lien entre la performance agronomique et les relations source-puits et l'acquisition des ressources azotées, d'après un modèle offre-demande. Les facteurs en italiques ont été mesurés et étudiés dans la thèse. ITK : Itinéraire technique ; N : disponibilité en azote ; F : sévérité de l'effeuillage ; T° : température ; Rg : Rayonnement Global.

III- Démarche expérimentale

A- Stratégie utilisée et variables mesurées

Pour répondre aux questions de recherche et vérifier les hypothèses énoncées, nous avons séparément :

- (i) mesuré les traits fonctionnels que nous supposons être des prédicteurs de la performance agronomique avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées ;
- (ii) évalué la performance agronomique des bananiers dans 4 ITK contrastés par la sévérité de l'effeuillage et par la quantité d'azote disponible pour la plante.

Les traits fonctionnels ont été sélectionnés d'après une étude bibliographique des mécanismes impliqués dans la performance agronomique avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées (Tableau 3). Ces traits sont liés aux relations source-puits et à l'acquisition de l'azote. Des précisions sur les traits mesurés seront apportées dans les Chapitre 1 et 2.

Traits	Fonctions	Corrélation supposée dans la performance avec effeuillage sévère	Corrélation supposée dans la performance avec ressources N limitées
ALA _{fi} /NF	Déterminisme du nombre de fruits		
TELA/NF	Rapport source/puits	+	
ALA _{fg}	Source pendant le remplissage des fruits	+	
NF	Force puits du régime	-	
Bunch /ratoon ratio	Compétition entre le régime et le rejet	+	
Vps, Vb	Réserves mobilisables	+	
R:S ratio	Part allouée au système racinaire		+
RGR	Demande de la plante en azote		-

Tableau 3 : Traits étudiés. ALA_{fi} = surface foliaire active à l'induction florale ; NF= nombre de fruits ; TELA = surface foliaire totale émise ; ALA_{fg}= surface foliaire active pendant la croissance des fruits ; bunch/ratoon ratio = rapport entre le poids du régime et le volume du rejet à la récolte ; Vps = volume du pseudotrunc ; Vb= volume du bulbe ; R:S ratio = rapport root:shoot ; RGR = Relative Growth Rate.

Concernant la performance agronomique des bananiers, nous avons mesuré le rendement et les composantes du rendement (poids du régime, durée du cycle, nombre de fruit, diamètre des fruits), des variables pour évaluer la conduite au champ (hauteur, robustesse) et des critères de qualités des fruits et du régime par rapport aux exigences de l'export (longueur et diamètre des fruits, courbure des fruits, ouverture des régimes, déformation des fruits). Des précisions sur ces variables seront apportées dans les Chapitres 3 et 4.

Afin de valider ou rejeter les traits fonctionnels sélectionnés, nous avons ensuite comparé les valeurs des traits obtenus par les cultivars avec la performance agronomique mesurée dans les différents ITK. Ce travail sera présenté dans le chapitre de Discussion générale.

B- Choix des cultivars

Au total, nous avons évalué 12 cultivars appartenant au groupe Cavendish, tous issus de la collection de Vitropic, présentés dans le Tableau 4. Ces cultivars ont été choisis (i) pour leur intérêt agronomique, et (ii) de manière à couvrir la gamme variétale cultivée du groupe Cavendish, du type Dwarf au type Robusta. Le Lacatan n'a pas été intégré à l'essai, car il est très peu cultivé à cause de sa grande taille et de sa faible productivité.

Une majorité de cultivars étudiés appartiennent au type Giant, les plus cultivés dans les bananeraies pour l'export. Parmi eux, Gua-01 est considéré comme un standard Grande Naine.

	Cultivar	Description
Dwarf type	DC-01	Bananier nain venant d'une sélection aux îles Canaries, où les Dwarf Cavendish sont les bananiers les plus cultivés. Nouveau bananier au catalogue Vitropic.
Giant type	Cot-01	Cultivar issu d'une sélection en Côte d'Ivoire. Nouveau au catalogue Vitropic.
	Gua-01	Standard de Grande Naine. Possède des bonnes qualités agronomiques.
	Gua-02	Cultivar sélectionné par des planteurs en Guadeloupe pour ses régimes de bonne conformation, et caractéristique par son pseudotrunc de couleur saumon.
	Mat-01	Cultivar sélectionné dans une population de Grande Naine, essai mené en Martinique en 1990.
	Mat-02	Cultivar sélectionné dans une population de Grande Naine, essai mené en Martinique en 1990.
	Mat-03	Cultivar sélectionné dans une population de Grande Naine, essai mené en Martinique en 1990.
	Mat-11	Cultivar sélectionné pour ses qualités agronomiques, essai mené en Martinique en 1999.
	Mat-12	Cultivar sélectionné pour ses qualités agronomiques, essai mené en Martinique en 1999.
	Ruby	Cultivar présentant de bonnes qualités agronomiques et une plus faible sensibilité aux nématodes. Il serait partiellement tolérant à la TR4 (résultats d'essais <i>in vitro</i> , en cours de vérification sur des essais en conditions de culture).
Robusta type	Ame-01	Cultivar sélectionné dans une population d'Americani, bananier majoritairement cultivé en Amérique Latine entre 1960 et 1990. Il a été remplacé par des bananiers plus petits et plus productifs de type Giant Cavendish. Cultivar « oublié ».
	Poyo	Cultivar sélectionné dans une population de Poyo, bananier traditionnellement cultivé aux Antilles françaises jusque dans les années 90. Très haut et moyennement productif, il a été remplacé par des bananiers plus petits et plus productifs de type Giant Cavendish. Cultivar « oublié ».

Tableau 4 : Présentation des cultivars étudiés

C- Dispositif expérimental

Deux essais ont été conduits : un pour mesurer les traits sur les cultivars (essai de Neufchâteau), l'autre pour évaluer leur performance agronomique dans 4 ITK contrastés (essai de Bois-Debout).

Les deux essais ont été plantés à Capesterre-Belle-Eau, sur l'île de Basse-Terre en Guadeloupe (Neufchâteau : 16°04'48"N, 61°36'09"W ; Bois-Debout : 16°01'43"N, 61°35'48" W). Dans chaque essai, les cultivars ont été étudiés à l'échelle de la plante individuelle, où chaque individu d'un cultivar est une répétition. Pour éviter la compétition pour la lumière entre les individus, les bananiers ont été plantés à faible densité de plantation, avec un écart de 3m x 3m.

L'essai de Neufchâteau (Figure 10) est constitué d'une parcelle 0.2 ha avec 10 répétitions par cultivar. Les bananiers ont été plantés et suivis sur deux cycles de culture. Cette parcelle a été conduite de façon à éviter des conditions de culture limitantes. Les détails des ITK utilisés et des conditions de culture de l'essai seront présentés dans le Chapitre 1.



Figure 10 : Photo de l'essai de Neufchâteau, au second cycle de culture

L'essai de Bois-Debout (Figure 11) est constitué de quatre parcelles élémentaires, avec différentes modalités de gestion de l'enherbement et de fertilisation (N+ ; N-) et différentes modalités d'effeuillage (L+ ; L-). L'objectif de ce dispositif est d'avoir 4 parcelles élémentaires avec des ITK contrastés pour suivre les cultivars (i) dans des conditions non limitantes (témoins), (ii) avec un effeuillage sévère, (iii) avec des ressources azotées limitées et enfin (iv) avec un effeuillage sévère et des ressources azotées limitées. Chaque parcelle élémentaire contient 15 répétitions par cultivar, qui ont été suivis sur deux cycles de culture. Les analyses des données ont été faites avec les mesures du deuxième cycle uniquement, le premier ne permettant pas de voir de différences entre les ITK. Il n'y a pas de répétition des traitements appliqués, ce qui ne nous permet pas d'étudier statistiquement l'effet des traitements (N et L) sur les variables mesurées. Les détails des itinéraires techniques de chaque parcelle seront présentés dans le Chapitre 3.

La démarche expérimentale de la thèse est résumée dans la Figure 12.

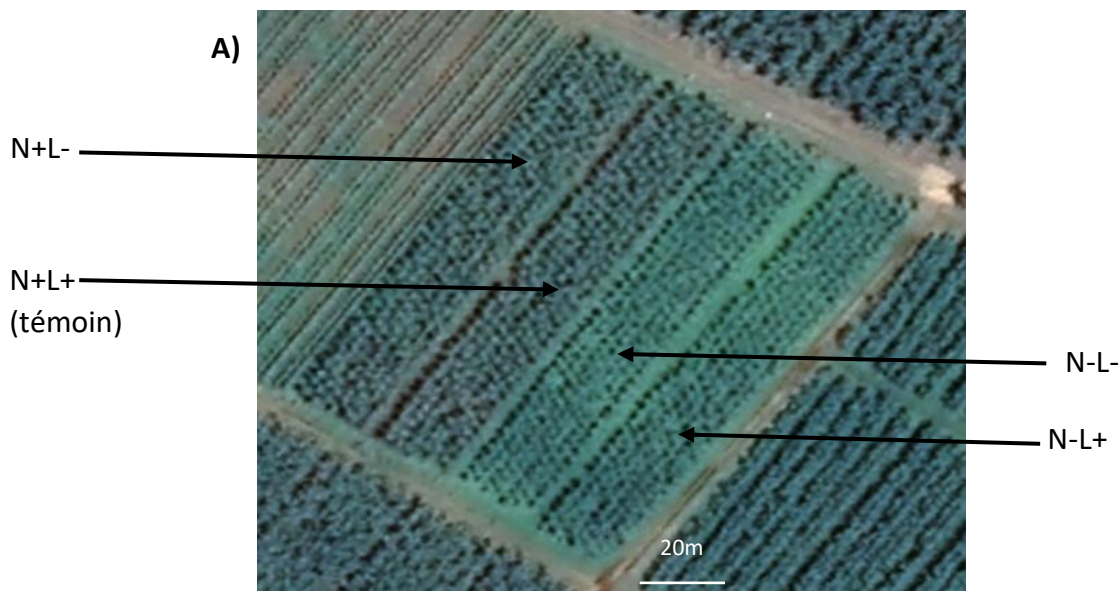
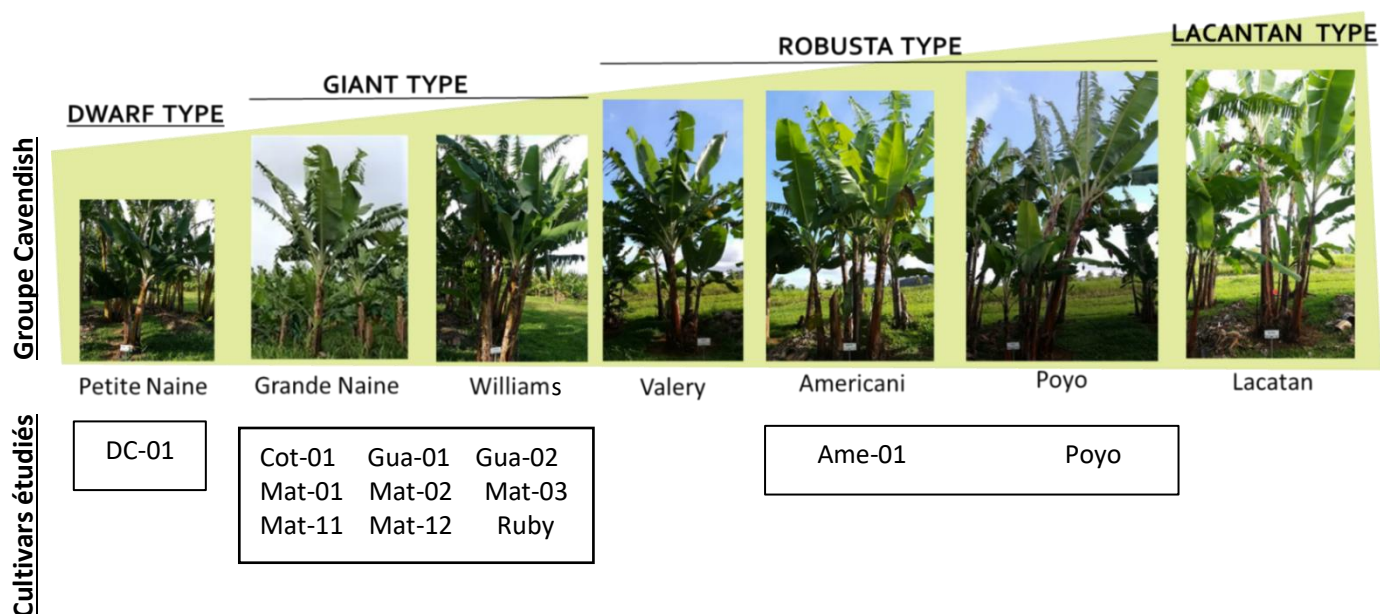


Figure 11 : (A) Vue aérienne de l'essai de Bois-Debout, avec les 4 parcelles élémentaires (Google Earth, photo prise le 27/01/2020). (B) Photo de l'essai de Bois-Debout. A gauche une parcelle N+ (450kg/ha d'azote apporté pendant l'essai+ sol nu), à droite une parcelle N- (290kg/ha d'azote apporté pendant l'essai + couvert végétal compétitif).

A) Cultivars étudiés : 12 cultivars présentant des intérêts agronomiques et représentatifs du groupe Cavendish



B) Dispositif expérimental : deux essais, deux objectifs

Caractériser les cultivars selon des traits liés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources azotées pour prédire la performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales.



Essai de Neufchâteau

Evaluer la performance agronomique des cultivars dans des ITK contrastés



Essai de Bois-Debout

Etape 1 : Identifier les variables à mesurer

Etape 2 : Récolte et analyse des données expérimentales

Etape 3 : Confronter les traits avec la performance mesurée dans les 4 ITK
Validation/ Rejet des traits et des hypothèses

Etape 4 : Description des cultivars

Figure 12 : Schéma bilan de la démarche expérimentale. A) Présentation des cultivars étudiés au sein du groupe Cavendish. B) Présentation du dispositif expérimental et des étapes de l'expérimentation.

CHAPITRE 1 : Description des cultivars avec des traits associés à leur rapport source-puits et étude du déterminisme du poids du régime par les rapports source-puits.

Bunch weight determination in relation to the source-sink balance in 12 Cavendish banana cultivars

Abstract

Agroecological practices such as sanitary deleafing, live mulch soil cover and organic fertilization are gradually being mainstreamed into Cavendish banana cropping systems. These practices can reduce leaf photosynthetic production (carbohydrate source) and soil nitrogen availability, in turn decreasing biomass allocated to bunches (carbohydrate sink) and the bunch weight. This study was carried out to compare bunch weight determination in relation to the source-sink balance in a selection of 12 Cavendish cultivars. Fruit number and individual fruit weight are the two main bunch weight components. We separately studied the determination of each of these components. The fruit number depended on the growth potential during floral induction, which we estimated according to the active leaf area at floral induction (ALA_{fi}). We studied individual fruit weight determination by measuring the source-sink balance during bunch growth, carbohydrate reserves and bunch-sucker biomass partitioning. Throughout the experiment, we monitored the global radiation (R_g), which exhibited seasonal variations. We observed a marked decrease in the active leaf area from the first to the second crop cycle due to high black Sigatoka disease pressure during the second cycle. We also noted a source variation from the first to the second cycle during bunch growth because of a decrease in the R_g and active leaf area. Our results showed significant differences between Cavendish cultivars regarding bunch weight, fruit number and susceptibility to source variations. DC-01 had the lowest source-sink ratio with many fruits, while producing heavy bunches when the source was high, but it was highly impacted by source variations (50% bunch weight decrease). Conversely, Poyo had a higher source-sink ratio with fewer fruits and it was less impacted by source variations. There was an overall positive linear relation between ALA_{fi} and fruit number, but the ALA_{fi} /fruit number ratio varied between cultivars. We also found that the bunch weight was mainly determined by the fruit number rather than the fruit weight when the source was not limited. Finally, we assessed the cultivar susceptibility to light resource variations and to source decreases, thereby revealing some cultivars of interest for agroecological cropping systems.

Introduction

Cavendish (*Musa* AAA) banana cultivars were selected for their capacity to produce high fruit yields in intensive cropping systems meeting international banana market requirements. Among cultivars of the Cavendish group, Grande Naine and Williams are considered to be 'model bananas' (Robinson et al., 1993; Stover, 1982) and are the main cultivars cropped for export. However, banana cropping systems are currently moving towards agroecological systems based on limited chemical input use. Soil resource availability is often reduced in these systems as a result of competition with weeds or accompanying cover plants or to the use of organic fertilisers with hard to predict nutrient release patterns. Moreover, as fungicide usage for black Sigatoka control has been curbed, prophylactic practices are now being implemented that involve extensive sanitary deleafing, thereby reducing the banana leaf area and photosynthetic production (Risède et al., 2019).

The Cavendish group includes various cultivars that are mainly distinguishable by their height, leaf length/width ratio and fruit number/bunch (Simmonds, 1956; Stover, 1988). The agronomic performances of these cultivars have been compared in non-limiting conditions to select cultivars suitable for the banana industry and export market (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Fonsah et al., 2007; Galán Saúco et al., 1998b; Nuno et al., 1998; Robinson et al., 1993). To this end, the cultivars have basically been compared on the basis of traits related to yield components: bunch weight, fruit number, fruit size, and number of bunches/year. However, few studies have addressed the mechanisms involved in the yield build-up process of the cultivars.

It is of interest to study the carbon source-sink balance so as to assess the ability of plants to withstand non-optimal cropping conditions. The term 'source-sink balance' is more commonly used in reference to the carbon source-sink balance. The sources are photoassimilate-producing leaves, while the sinks are organs requiring carbohydrates for their growth. In banana, the main source consists of the eight last emitted leaves, whereas the main sinks are the bunch and sucker (Eckstein et al., 1995). The source strength depends on the leaf area, the global radiation (R_g), and the radiation use efficiency. The bunch sink strength depends on the fruit number and on the number of cells contained in each fruit (Jullien et al., 2001b). The source-sink balance is involved in bunch weight determination as the fruit number depends on the active leaf area at floral induction (Ganry, 1980a), and as the fruit growth rate and final individual fruit weight depends on the source-sink balance after bunch emergence (Jullien et al., 2001b). The source strength varies with the environment and cropping conditions and may be reduced by a radiation decrease, water deficit or low nitrogen availability. The source strength is also affected by defoliation and foliar diseases such as black Sigatoka disease caused by *Mycosphaerella fijiensis*. However, source-sink balance variations between banana cultivars are poorly documented.

We hypothesized that cultivars of the Cavendish groups would differ in terms of bunch weight determination and the source-sink balance. To test this hypothesis, we measured a set of plant traits in 12 representative Cavendish banana cultivars in an experimental plot over two crop cycles.

Materials and methods

Experimental design and growing conditions

This experiment was conducted in Capesterre-Belle-Eau (Guadeloupe, French West Indies), at the CIRAD Neufchâteau research station (16°04'48"N, 61°36'09"W) from August 2019 to March 2021. The climatic conditions over this period and the plant stages for both cycles are presented in Figure 13.

The soil is classified as an andosol (FAO, 2014). The cultivar evaluation trial was conducted on a 0.2 ha plot in which 12 banana cultivars were planted (10 plants/cultivar). The plants were randomly planted at a density of 930 plants/ha (3 m x 3 m spacing). We assumed that this plant density was low enough to limit light competition in the banana population.

The experimental field had lain fallow for 2 years and the soil was tilled before planting. The planting materials were tissue culture plants supplied by Vitropic.

After banana plantation, fertilisers were applied twice monthly, for a total annual applied amount of 530 kg of nitrogen, 800 kg of potassium, 110 kg of phosphorus and 150 kg of magnesium.

For each crop cycle, we kept a single successive sucker and removed all others once they emerged aboveground. We selected a successive sucker during the first cycle 5 months after plantation. For the second cycle, we selected a successive sucker 4 months after the first cycle harvest.

Sanitary deleafing was done weekly, and a mixture of triazole fungicide and mineral oil was sprayed monthly to control black Sigatoka disease.

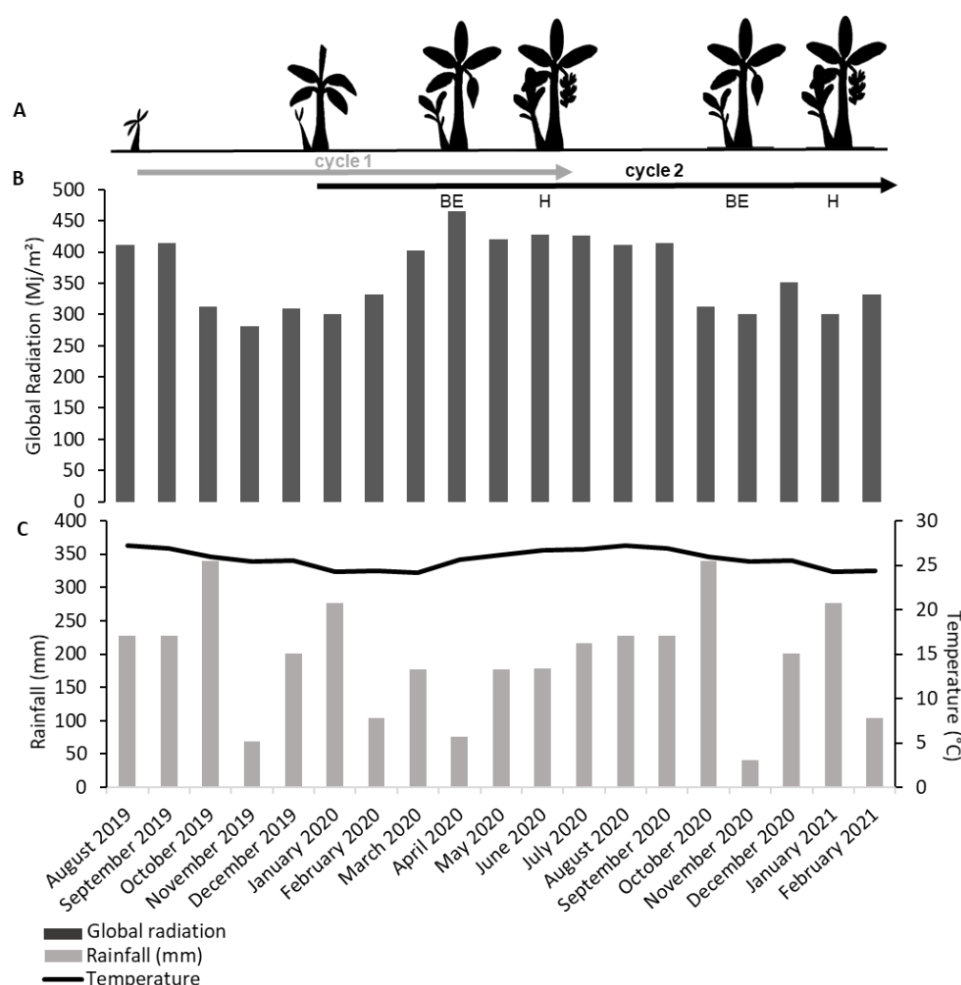


Figure 13 : Climatic conditions and plantation stages during the experiment. A) Banana development phases during two crop cycles; B) monthly cumulative global radiation (R_g); C) monthly cumulative rainfall and average daily temperature. BE: bunch emergence; H: harvest.

Cultivars

The Cavendish cultivars were selected in the Vitropic brochure with the aim of covering the plant size range prevailing in the Cavendish group, i.e. from the Dwarf to the Robusta type (Simmonds, 1956).

From the smallest to the tallest, the cultivars were as follows:

- **Dwarf type:** These are the most cultivated cultivars in the subtropics, especially in the Canary Islands. We monitored the Dwarf Cavendish **DC-01** cultivar in this study.
- **Giant type:** These are major cultivars cultivated for world export, including Grande Naine and Williams. For this study, we monitored nine commercial Giant cultivars, selected in Grande Naine populations: **Gua-01** (considered as the standard Grande Naine); **Gua-02**; **Mat-01**; **Mat-02**; **Mat-03**; **Mat-11**; **Mat-12**; **Cot-01** and **Ruby**. The latter Ruby cultivar is nematode-tolerant and has shown resistance to TR4 disease under *in vitro* conditions.
- **Robusta type:** These were once major export cultivars that replaced the Gros Michel cultivar, which is highly susceptible to Panama disease. In many exporting areas, they have now been replaced by Giant Cavendish types, which are shorter and produce larger bunches. We

monitored two cultivars: **Ame-01**, an Americani cultivar that used to be mostly cropped in Latin America, and **Poyo** that used to be traditionally cultivated in the West Indies.

Measurements

During two banana crop cycles, a set of measurements was applied on 10 plants/cultivar to describe the plant morphology, the plant phenology and to assess the bunch characteristics and their determination.

Plant phenology and morphology

We noted the date of each leaf emission, of bunch emergence and of harvest. Bunches were harvested 900 cumulative degree-days after bunch emergence, with a base temperature of 14°C. Since 11 leaves are emitted between floral induction and bunch emergence (Ganry, 1977), we retroactively estimated the floral induction date by the date of emission of the twelfth leaf before bunch emergence.

The first cycle duration was measured as the interval between plantation and harvest in the first cycle, while the second cycle duration was the interval between the first and second cycle harvests.

For every leaf, the leaf length and width were measured to calculate the leaf area according to the following formula: $leaf\ area = 0.83 \times leaf\ length \times leaf\ width$ (Robinson and Nel, 1985). We calculated the total emitted leaf area (TELA) as the cumulative area of all emitted leaves/cycle. At bunch emergence, the pseudostem height and basal girth were measured and the robustness was evaluated as the girth/height ratio. The pseudostem volume of the parent plant (V_{ps}) at bunch emergence, and the pseudostem volume of the sucker (V_{psr}) at the parent plant harvest were calculated according to the method described by Stevens et al. (2020). At bunch emergence, we also measured the bulb height and girth at its largest section on the parent plant to calculate the bulb volume (V_b): $V_b = 1/6\pi * bulb\ girth^2 * bulb\ height$.

Bunch characteristics

The fruit number and weight/bunch were determined at harvest. We also measured the diameter and length of two fruits of the third hand. We calculated an indicator of the individual fruit weight (Ind_{fw}) as the volume of a cylinder whose diameter and length were those of the fruit, according the following formula: $Ind_{fw} = \pi * fruit\ length * (fruit\ diameter/2)^2$.

Bunch weight determination

The bunch weight depended on the fruit number and on the individual fruit weight.

Fruit number was determined at an early bunch formation stage as it depends of the growth potential at floral induction (Ganry, 1980a). The active leaf area at floral induction (ALA_{fi}) is an indicator of the

growth potential at floral induction (Ganry, 1980a), and was calculated as the sum of the areas of living leaves at floral induction. We calculated the ratio between ALA_{fi} and the fruit number/bunch.

The individual fruit weight depended on the quantity of carbohydrates allocated to the fruit, which depends on the quantity of carbohydrates allocated to the bunch and on the fruit number/bunch. The quantity of carbohydrates allocated to the bunch depended on the source- sink balance from bunch emergence to harvest, on the carbohydrate reserves and on the bunch-sucker biomass partitioning.

To evaluate the source-sink balance from bunch emergence to harvest, we calculated the source (in m^2), as the sum of the active leaf area for each time t ($ALA_{(t)}$) from bunch emergence to harvest. We used the fruit number/bunch to evaluate the bunch sink potential. As bananas mostly store carbohydrates in the bulb and pseudostem, we used V_{ps} and V_b to quantify the carbohydrate reserves. We calculated the ratio between the bunch weight (in kg) and V_{psr} (in dm^3) in order to measure the bunch-sucker biomass partitioning.

Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R software (version 3.5.3) (R Core Team 2018). A principal component analysis (PCA) was performed on seven variables (height, TELA, fruit length, cycle duration, bunch weight, fruit number and robustness) of the cultivars. For each cycle, the effects of the cultivar on the banana tree characteristics were tested with ANOVA ($\alpha=0.05$). A Tukey post hoc test was conducted to compare average values/cultivar.

Results

Climatic conditions of the experiment

As shown in Figure 13, in line with the differences in day length, we observed periods of low R_g from October to March and periods of higher R_g from April to September. For the first cycle, growth of the vegetative part (from plantation to bunch emergence) occurred during a low R_g period whereas fruit growth occurred during a high R_g period. Conversely, for the second cycle, growth of the vegetative part occurred during a high R_g period whereas fruit growth occurred during a low R_g period.

Multivariate analysis of descriptive variables

First cycle

Dimensions 1 et 2 explained 73% of the variance of the 7 descriptive variables (Figure 14A). Bunch weight and cycle duration respectively contributed 28% and 20% to dimension 1, while pseudostem height and robustness respectively contributed 38% and 24% to dimension 2. This figure shows three clusters of cultivars: Poyo, DC-01 and the other cultivars. These clusters differed significantly on both

axes, mainly in terms of their height and robustness (Figures 14B and 14C). Poyo was the tallest and least robust cultivar, whereas DC-01 was the smallest and most robust. The other cultivars had intermediate height and robustness.

Note that bunch weight was positively correlated with the cycle duration, fruit number and fruit length (Figure 14A).

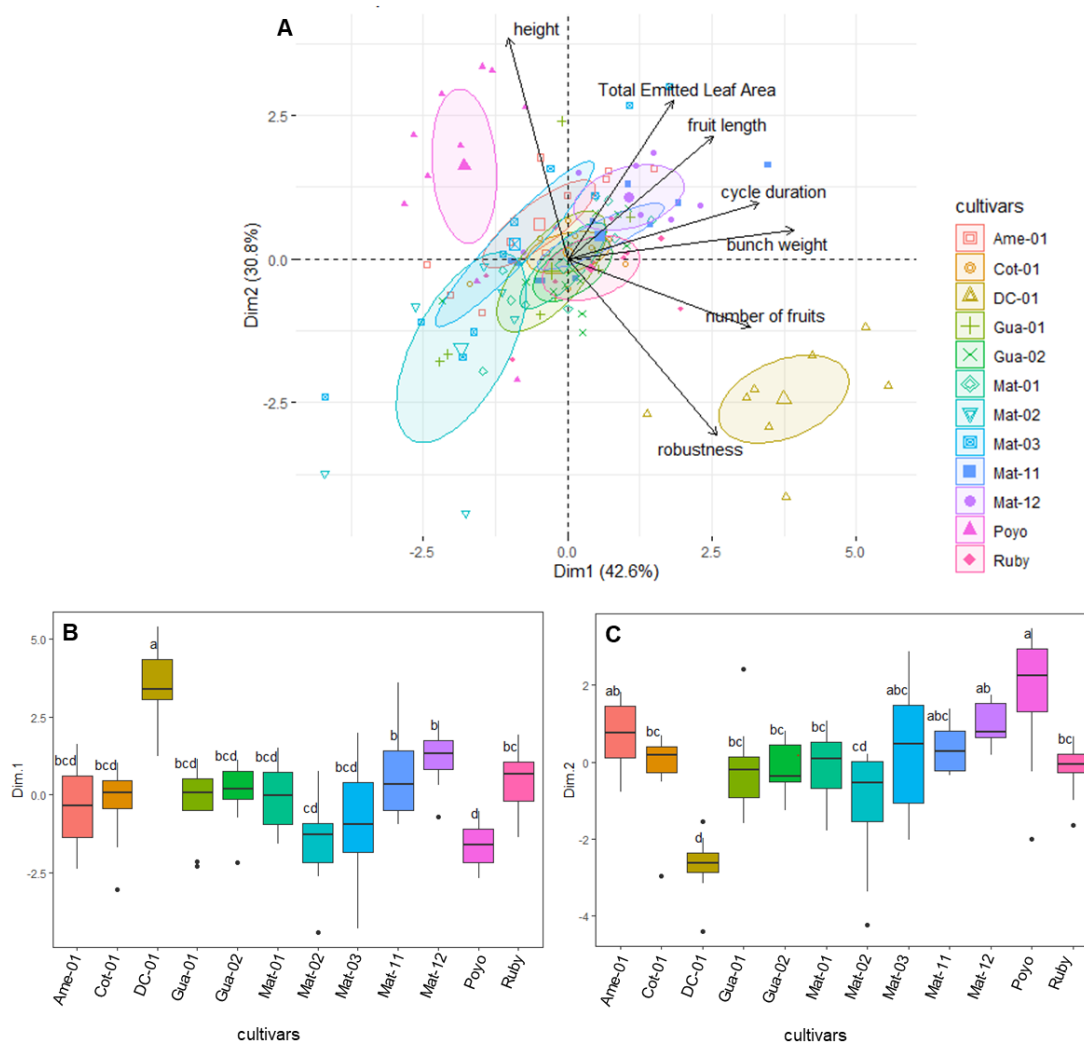


Figure 14: A) Principal component analysis (PCA) performed on 7 descriptive variables for the first cycle (95% confidence ellipse), B) Cultivar coordinates on dimension 1, C) Cultivar coordinates on dimension 2. Different letters indicate significant differences according to a Tukey test ($\alpha = 0.05$).

Second cycle

Dimensions 1 and 2 explained 68% of the variance of the 7 descriptive variables (Figure 15A). Height and robustness respectively contributed 25% and 18% to dimension 1. Fruit number contributed 62% to dimension 2. The figure shows three clusters which significantly differed on dimension 1 (Figure 15B): Poyo and Ame-01 were the tallest and least robust cultivars, DC-01 was the smallest and most robust, while the other cultivars exhibited intermediate height and robustness. Note that these clusters corresponded to the three Cavendish types, i.e. Robusta, Giant and Dwarf Cavendish.

For this cycle, the bunch weight was positively correlated with the TELA, negatively correlated with the cycle duration and independent of the fruit number (Figure 15A).

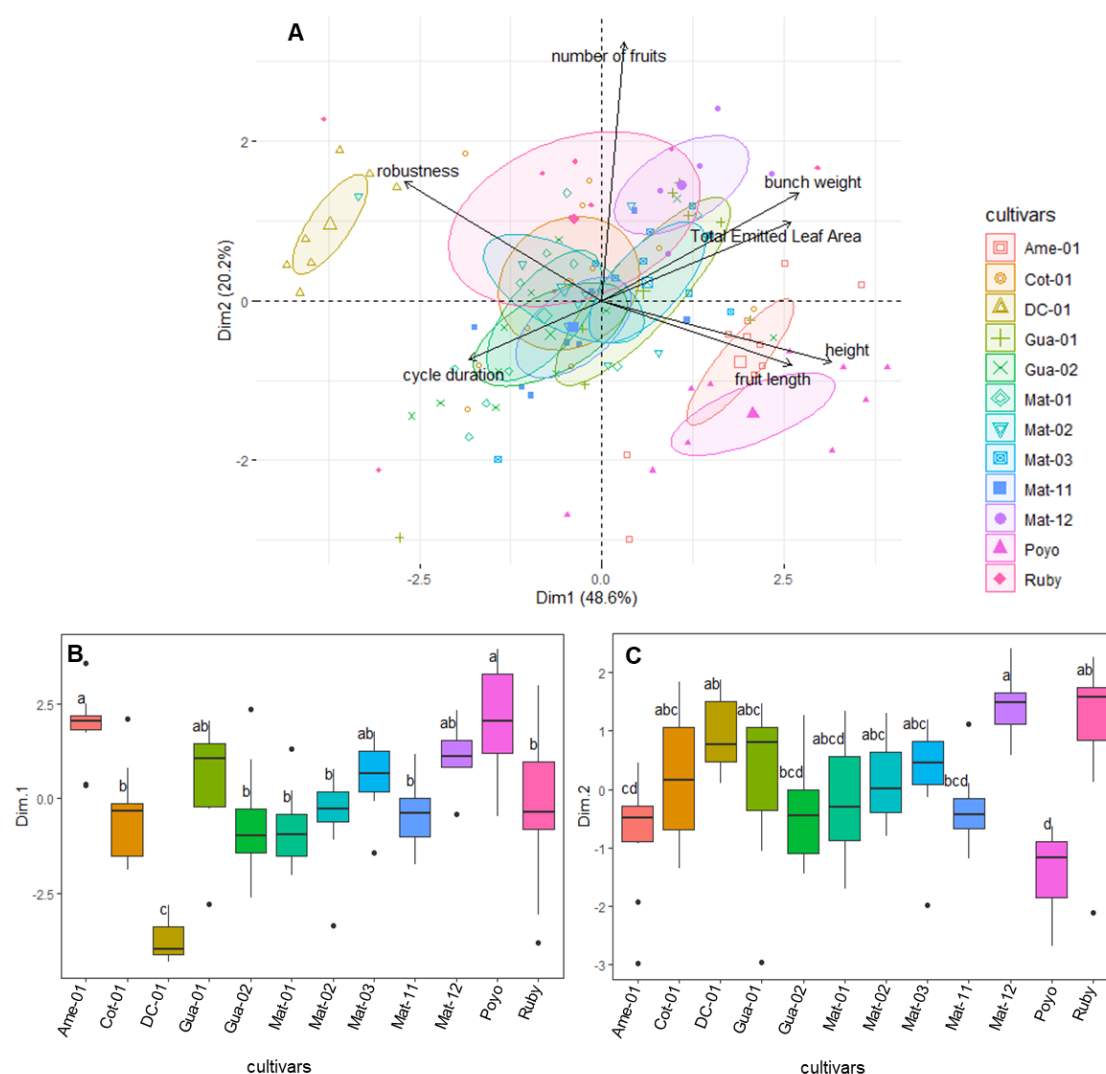


Figure 15: A) Principal component analysis (PCA) performed on 7 descriptive variables for the second cycle (95% confidence ellipse), B) Cultivar coordinates on dimension 1, C) Cultivar coordinates on dimension 2. Different letters indicate significant differences according to a Tukey test ($\alpha = 0.05$).

Bunch characteristics and cycle duration

The bunch characteristics of the two cycles are compared in Table 5. For all cultivars, the bunch weight decreased from the first to second cycle. Note that these bunch weight variations from the first to the second cycle were particularly marked for DC-01 (-50%), which exhibited the heaviest bunches in the first cycle and the lightest in the second cycle. In contrast, we only observed a slight decrease in bunch weight with Poyo (-3.5%), which produced some of the lightest bunches in the first cycle and some of the heaviest in the second cycle.

Concerning the fruit number, there were significant differences between cultivars. In the first cycle, DC-01 had the highest fruit number, while Poyo had the fewest. In the second cycle, Mat-12 and Ruby had the highest fruit number, and Poyo had the fewest. For all cultivars, the fruit number increased from the first to the second cycle, with a mean increase of 50%. Mat-12 exhibited the highest increase (+66%) and DC-01 the lowest (+19%).

However, despite the increased fruit number, the indicator of individual fruit weight (Ind_{fw}) of the 12 cultivars decreased from the first to the second cycle. The Ind_{fw} decrease was not offset by the increased fruit number and resulted in a decreased bunch weight in the 12 cultivars. Note that in the second cycle, the cultivars with the smallest Ind_{fw} (Mat-12, Ruby and DC-01) had the highest fruit number.

cultivars	Fruit number		Fruit length (cm)		Fruit diameter (cm)		Ind_{fw} (cm ³)		Bunch weight (kg)		Cycle duration (days)	
	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2
Ame-01	cd 162	cd 241	ab 21.6	ab 19.6	ab 3.9	2.9	257	ab 127	bcd 35.9	ab 28.1	bc 311	195
Cot-01	c 168	abc 260	ab 21.7	abc 18.8	ab 3.9	2.8	253	ab 117	bcd 36.5	ab 27.2	ab 321	198
DC-01	a 220	abc 262	ab 21.9	c 17.0	a 4.0	2.7	285	b 89	a 46.4	b 23.3	a 335	216
Gua-01	c 166	abc 270	ab 21.9	ab 19.6	ab 3.9	2.9	255	ab 130	bcd 36.0	a 30.8	abc 312	206
Gua-02	c 163	cd 236	ab 21.9	abc 18.8	ab 3.9	2.8	269	ab 117	bcd 37.1	ab 26.1	ab 321	196
Mat-01	cd 156	abcd 251	ab 21.2	bc 18.7	ab 4.0	2.8	273	ab 115	bcd 37.4	ab 26.3	abc 317	221
Mat-02	cd 162	abcd 258	b 20.7	bc 18.3	ab 3.7	2.8	232	ab 112	d 31.1	ab 26.7	c 295	215
Mat-03	cd 163	bcd 249	b 20.8	abc 18.8	ab 3.9	3.0	245	ab 134	cd 34.9	ab 29.5	bc 306	199
Mat-11	bc 175	abcd 250	ab 22.1	ab 19.1	ab 4.0	3.0	277	ab 130	abc 41.0	ab 28.0	abc 313	224
Mat-12	bc 177	a 295	a 22.9	abc 18.8	ab 3.9	2.8	266	b 99	ab 42.2	a 32.5	abc 320	193
Poyo	d 143	d 218	ab 21.3	a 20.5	ab 3.8	3.0	240	a 153	d 32.2	a 31.1	bc 309	191
Ruby	bc 190	ab 283	ab 21.0	bc 17.9	b 3.7	2.7	221	b 105	bcd 37.3	ab 27.9	ab 321	198
p-value	***	***	*	***	*	n.s.	n.s.	**	***	**	***	n.s

Table 5 : Average yield components of the 12 cultivars : fruit number, fruit length and diameter, Ind_{fw} , bunch weight and cycle duration. Ind_{fw} was calculated as the volume of a cylinder whose diameter and length were those of the fruit. ANOVA: n.s.: non-significant; *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. If $p < 0.05$, different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

The first cycle duration (interval between planting and the first cycle harvest) and second cycle duration (interval between the first cycle harvest and the second cycle harvest) are shown in Table 5. We only observed significant differences in the first cycle. DC-01 had the longest first cycle duration (335 days) while Mat-02 had the shortest (295 days).

Fruit number determination according to the fruit number/ ALA_{fi} ratio

The fruit number as a function of the ALA_{fi} for each cultivar and both cycles is presented in Figure 16A. We observed a positive linear correlation between the fruit number and ALA_{fi} ($R^2 = 0.81$).

ALA_{fi} was significantly different between cultivars for both cycles ($p < 0.01$). As shown in Figure 16B, the fruit number/ALA_{fi} ratio also presented significant differences between cultivars for both cycles. In the first cycle, DC-01 and Mat-02 had the highest fruit number/ALA_{fi} ratio, whereas Poyo and Mat-03 had the lowest. In the second cycle, DC-01 also had the highest ratio due to its significantly lower ALA_{fi}, whereas Mat-03 and Ame-01 had the lowest ratio due to their significantly higher ALA_{fi}.

Note that the mean increase in ALA_{fi} from the first to the second cycle (84%) was higher than the mean increase in fruit number (50%), thereby explaining the decrease in the fruit number/ALA_{fi} ratio from the first to the second cycle.

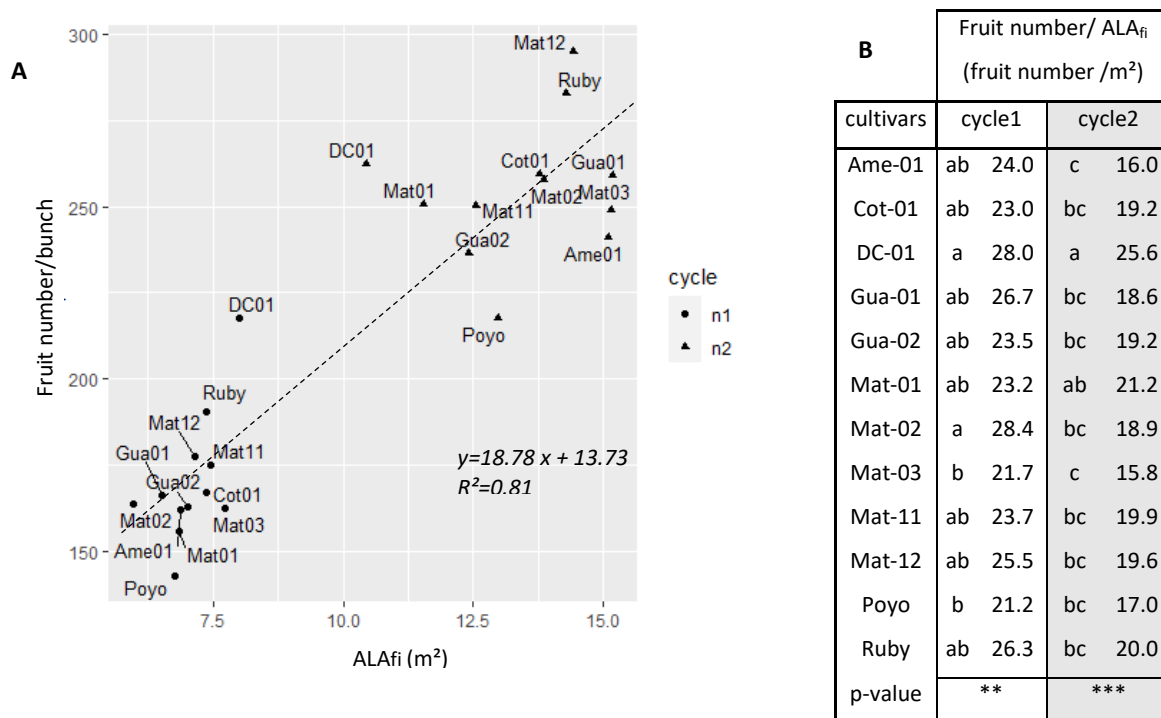


Figure 16: A) Fruit number according to the active leaf area at floral induction (ALA_{fi}). For more visibility, cultivars were represented on the figure by their average value/cycle. B) Average fruit number/ALA_{fi} ratio of the 12 cultivars. ANOVA: n.s.: non-significant; *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. If $p < 0.05$, different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

Biomass allocated to the bunch: source-sink balance, carbohydrate resources and bunch-sucker biomass partitioning

We characterized the source-sink balance from bunch emergence to harvest by monitoring the leaf area between bunch emergence and harvest (source) as a function of the fruit number/bunch (sink) (Figure 17). We observed differences between cycles, as the cultivars had higher source in the first cycle than in the second, with a mean source of 791 m² and 670 m², respectively. Hence, as the fruit number increased from the first to the second cycle, the source-sink balance decreased markedly from the first to the second cycle. Moreover, we observed differences in the source-sink balance between

cultivars. Indeed, in both cycles, Poyo appeared to have a high source-sink balance, with a small fruit number, whereas DC-01, Ruby and Mat-12 had a low source-sink balance with a high fruit number.

We monitored Vps and Vb to estimate the carbohydrate reserves. For Vb, ANOVA revealed no significant differences between cultivars ($p>0.05$). Conversely, for Vps, ANOVA showed significant differences between cultivars, with Mat-12 having the highest Vps in both cycles (Table 6). In the second cycle, Mat-03 and Ame-01 also had significantly higher Vps than the rest of the cultivars. Mat-02 had the smallest Vps in the first cycle and DC-01 in the second cycle.

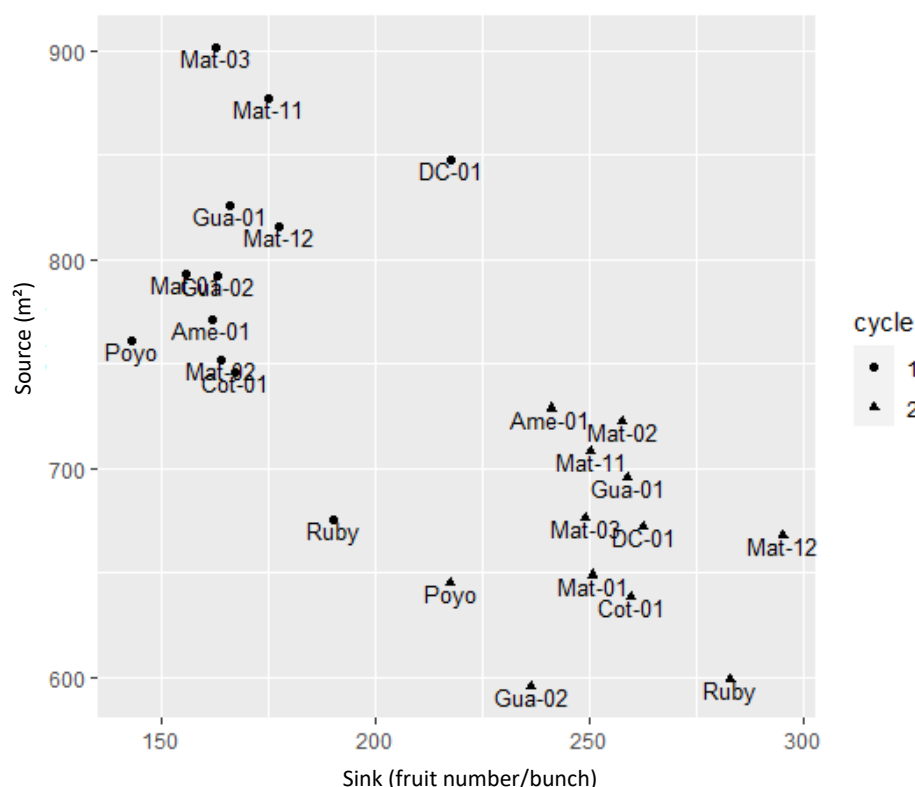


Figure 17 : Sum of the active leaf area from bunch emergence to harvest (source) as a function of the fruit number (sink). For more visibility, cultivars are represented on the figure by their average value/cycle.

To estimate the bunch-sucker biomass partitioning, we used Vpsr as an indicator of the carbohydrates allocated to suckers, and we calculated the ratio between bunch weight and Vpsr (Table 6). From the first to the second crop cycle, Vpsr markedly increased whereas the bunch weight/Vpsr ratio markedly decreased. ANOVA showed significant differences in Vpsr and in the bunch weight/Vpsr ratio in both cycles. In the first cycle, Ruby and Mat-03 had significantly higher Vps and lower bunch weight/Vpsr ratios than DC-01, Mat-01 and Mat-11. In the second cycle, Mat-03 and Poyo had the highest Vpsr and the lowest bunch weight/Vpsr ratio whereas DC-01 had the lowest Vpsr and the highest bunch weight/Vpsr ratio.

	Vps (dm ³)		Vpsr (dm ³)		Bunch weight/Vpsr ratio (kg/dm ³)	
cultivars	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2
Ame-01	ab 93.9	a 169.6	ab 40.5	ab 80.1	cd 0.93	abc 0.41
Cot-01	ab 81.3	abc 142.5	ab 34.4	bc 53.3	abcd 1.19	ab 0.59
DC-01	ab 88.6	c 109.7	b 24.6	c 44.6	ab 2.04	a 0.64
Gua-01	ab 92.1	abc 148.6	ab 38.7	ab 83.3	bcd 1.01	abc 0.39
Gua-02	ab 86.1	abc 143.1	ab 35.5	abc 64.2	bcd 1.16	abc 0.45
Mat-01	ab 89.7	bc 131.7	b 23.2	abc 62.8	a 2.22	abc 0.44
Mat-02	b 80.2	ab 149.2	ab 31.3	abc 71.1	bcd 1.14	abc 0.41
Mat-03	ab 97.0	a 168.8	a 47.1	a 92.2	d 0.80	bc 0.37
Mat-11	ab 91.3	bc 131.2	b 26.8	abc 59.0	ab 1.88	abc 0.52
Mat-12	a 102.7	a 171.8	ab 45.3	ab 87.5	bcd 1.03	abc 0.38
Poyo	ab 97.5	ab 151.9	ab 39.6	a 91.6	bcd 0.99	c 0.36
Ruby	ab 91.4	abc 136.8	a 49.7	abc 75.6	d 0.86	abc 0.41
p-value	*	***	***	***	***	**

Table 6: Average pseudostem volume at bunch emergence (Vps), sucker pseudostem volume at the parent plant harvest (Vpsr) and bunch weight/Vpsr ratio of the 12 cultivars. ANOVA: n.s.: non-significant; *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. If $p < 0.05$, different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

Discussion

Bunch weight in source- vs sink-limiting conditions

In the first cycle, the bunch weights were positively correlated with the fruit number, suggesting that in the first cycle the bunch weights were limited by the fruit number, i.e. the bunch sink potential. In this case, cultivars such as Poyo with a low fruit number in the bunch had the lightest bunches. In contrast, cultivars such as DC-01 with a high fruit number in the bunch had the heaviest bunches.

In the second cycle, we observed that the bunch weight was positively correlated with the TELA. This suggests that the bunch weight was limited by the source strength of the leaves. Climatic conditions and foliar disease pressure differed between the first and the second cycle. In the second cycle, the severe sanitary deleafing and the reduced Rg during the bunch filling period lowered the source from bunch emergence to harvest. In these conditions, bunches produced by cultivars such as DC-01 with a low source-sink balance were highly impacted and were the lightest. On the contrary, Poyo, a cultivar with a high source-sink balance and low number of fruits, was less impacted by the source decrease during the second cycle.

Differences in source-sink balance had previously not been measured in banana cultivars, but they have been described in tomatoes with similar results by Li et al. (2015). In this latter study, the authors

showed that when sources were not limiting and when the yield was only limited by the sink strength, the best yields (at the plant scale) were obtained with large-fruit tomato varieties (high sink strength). Conversely, under source limiting conditions, the best yields at the plant scale were obtained with a small-fruit variety (low sink strength). In source-limiting conditions, plants with a low sink strength perform better than plants with a high sink strength. The source-sink balance could be altered by fruit pruning or bloom abortion, which may reduce the final sink strength and favour fruit growth, as described in oil palm, canola, peach and soybean (Kumar et al., 2010; Pallas et al., 2013; Proulx and Naeve, 2009; Zhang and Flottmann, 2018). Source-sink management is already commonly mainstreamed in banana cultural practices with the ablation of male buds (Daniells et al., 1994) and of the last hands of the bunch (J.-P. Meyer, 1975).

Moreover, factors other than the source-sink balance could be involved in fruit growth under source-limiting conditions. Those factors could be related to compensatory mechanisms in response to source decreases (Ney et al., 2013). Indeed, Robinson et al., (1992) observed an increase in the CO₂ assimilation rate in response to leaf removal in banana, in turn suggesting an increase in the net photosynthesis rate (Turner et al., 2007). Moreover, Daniells et al. (1994) observed an increase in the bunch filling period when they applied severe defoliation.

Bunch weight and fruit number determination

We found differences between cultivars in fruit number and individual fruit weight in the second crop cycle. DC-01, Mat-12 and Ruby had a high fruit number, but these cultivars also exhibited the smallest Ind_{fw} in the second cycle. In contrast, Poyo had a low fruit number but the highest Ind_{fw} in the second cycle. The negative relation between Ind_{fw} and fruit number in the second cycle, which was source-limited, may be explained by the competition between fruits of the same bunch for assimilates (Jullien et al., 2001a). However, we found no differences in terms of Ind_{fw} between the cultivars in the first cycle. This indicated that when the source was not limited the cultivars had the same individual fruit weight and that the differences in terms of bunch weight were only due to the fruit number. Those findings showed that the fruit number was the main factor determining the bunch weight when the source was not limited.

In our study, the fruit number was positively correlated with ALA_{fi} , which confirmed the findings of (Ganry, 1980a) showing that the growth potential at floral induction—which we assessed by ALA_{fi} —was closely correlated with the fruit number and could be considered as a key determinant of fruit number. Moreover, we observed significant differences in the fruit number/ ALA_{fi} ratio between the cultivars. Poyo, Ame-01 and Mat-03 had a low ratio, whereas DC-01 exhibited a high ratio.

In his experiments, Ganry (1980) also observed differences between Cavendish cultivars in terms of the fruit number to ALA_{fi} ratio. He interpreted this as being due to a difference in floral meristem efficiency of fruit production. In cereal species, grain number determination, or so-called fruiting efficiency, involves a similar mechanism, as the grain number is dependent on the growth of vegetative parts during anthesis (A. L. Garcia et al., 2019). Studies on several species also described differences in fruiting efficiency between different cultivars: bread wheat (Elía et al., 2016), durum wheat and sorghum (van Oosterom and Hammer, 2008).

Conclusion

We validated our hypothesis as the bunch weight determination differed between cultivars due to differences in the source-sink balance. Moreover, those differences enabled us to identify cultivars of interest according to cropping systems. DC-01—a cultivar with a high fruit number/bunch—had a high bunch weight when the source was not limited. However, it was very sensitive to reductions in leaf photosynthetic production. This suggested that DC-01 was not adapted to agroecological cropping systems with sanitary deleafing or low nitrogen availability. In contrast, Poyo produced small bunches with fewer fruits, but its bunch weight remained stable despite variations in light energy acquisition thanks to its high source-sink balance. This resilient cultivar could be of considerable interest for agroecological cropping systems. However, its high stature makes bunch care difficult, which is why this cultivar less attractive for export-oriented banana production. Ame-01 and Mat-03 exhibited a low fruit number to ALA_{fi} ratio, reflecting a low efficiency in fruit number development and a high pseudostem volume. Those cultivars had a high source-sink balance, high sources and high carbohydrate reserves. They should perform well in agroecological systems. Mat-12 exhibited a high bunch weight in different light resource acquisition conditions, along with a high fruit number. With its high pseudostem volume, Mat-12 had high carbohydrate reserves, which could offset source decreases due to sanitary deleafing. This cultivar could also be adapted to cropping systems involving low pesticide application conditions.

CHAPITRE 2 : Description des cultivars avec des traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources azotées dans le but de prédire la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales

Description des cultivars avec des traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources azotées, dans le but de prédire la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales

Introduction

Dans les Antilles françaises, les systèmes de culture bananiers opèrent une transition vers des systèmes agroécologiques avec une faible utilisation des intrants chimiques. Les ressources du sol dans ces systèmes sont souvent limitées, à cause de la compétition avec les adventices ou avec les plantes de couverture, ou à cause de l'utilisation d'engrais organiques qui limitent la marge de manœuvre du planteur sur la nutrition azotée. De plus, en alternative aux fongicides foliaires pour lutter contre la cercosporiose noire du bananier, des pratiques prophylactiques sont utilisées comme l'effeuillage sanitaire, qui induit une diminution de la surface foliaire et donc de la production de molécules carbonées par la photosynthèse (Risède et al., 2019).

Le groupe Cavendish comprend de nombreux cultivars, qui se distinguent principalement par leur taille, le rapport longueur/largeur de leur feuille et leur nombre de fruits/régime (Simmonds, 1956; Stover, 1988). La performance agronomique de ces cultivars ont été comparées dans des systèmes de culture non limitants, et ont permis de sélectionner des cultivars adaptés à la production de banane pour l'export. (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Fonsah et al., 2007; Galán Saúco et al., 1998b; Lagerwall, 1997; Nuno et al., 1998; Robinson et al., 1993). A cette fin, les cultivars ont été comparés uniquement par des traits associés aux composantes du rendement.

Nous supposons que les traits des bananiers associés à leurs relations source-puits permettraient d'évaluer la capacité des bananiers à supporter une diminution de la production photosynthétique pouvant être due à un effeuillage sanitaire, utilisé dans la lutte contre la cercosporiose. Chez le bananier, les principales sources sont les huit dernières feuilles émises, alors que les principaux puits après l'émergence du régime sont le régime et le rejet (Eckstein et al., 1995). La force source, définie comme la quantité disponible de molécules carbonées produites par la photosynthèse (Marcelis et al., 2004), dépend de la surface foliaire, du rayonnement global et de l'efficacité d'utilisation du rayonnement (RUE). La force puits du régime dépend du nombre de fruits ainsi que du nombre de cellules à remplir dans chaque fruit (Jullien et al., 2001b). Les relations source-puits sont impliquées dans le déterminisme du poids du régime, puisque le nombre de fruits dépend de la surface foliaire active à l'induction florale (Ganry, 1980b). De plus, la croissance des fruits et le poids final de chaque fruit dépend des relations source-puits après l'émergence du régime (Jullien et al., 2001b). Robinson et al., (1993) ont observé des différences significatives de l'activité photosynthétique entre des

cultivars de Cavendish. Cependant, les relations source-puits entre les cultivars de Cavendish sont très peu documentées.

Quand les ressources du sol sont faibles, la capacité de la plante à satisfaire ses besoins en nutriments dépend, d'une part, de la taille de son système racinaire par rapport à la taille de la plante entière (Poorter and Nagel, 2000). D'autre part, il dépend de la demande de la plante en nutriments, déterminée par la croissance de la plante (Garnier, 1991; Kussow et al., 2012). Nous supposons que la capacité du bananier à supporter une limitation des ressources minérales du sol, notamment les ressources azotées, dépend de traits associés au rapport root:shoot (R:S) et à la croissance de la plante.

Peu d'études comparant les systèmes racinaires des bananiers sont disponibles. Blomme (2000) a comparé le rapport shoot:root entre 46 espèces du genre *Musa*. Cependant, aucune étude n'a comparé les systèmes racinaires des bananiers Cavendish. Eckstein et al., (1995) ont mesuré la croissance chez des cultivars de Cavendish de type Williams, en décrivant l'accumulation de biomasse totale sur un cycle de culture, sans comparaison avec d'autres cultivars du groupe Cavendish.

Les objectifs de ce chapitre sont :

- d'observer comment les traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources minérales varient entre les cultivars du groupe Cavendish ;
- à partir de la valeur de ces traits, d'émettre des hypothèses sur la performance agronomique des cultivars avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées.

Pour répondre à cette question, nous avons mesuré des traits sur 12 cultivars représentatifs du groupe Cavendish sur l'essai de Neufchâteau, pendant deux cycles de culture.

Matériel and méthode

Dispositif expérimental de l'essai de Neufchâteau et conditions climatiques

Le dispositif expérimental de l'essai de Neufchâteau est présenté dans le Chapitre 1.

Les conditions climatiques pendant les deux cycles de culture sont présentées dans la Figure 13, en Chapitre 1. Rappelons qu'on observe sur cette figure qu'il y a eu des périodes avec un faible rayonnement global (Rg) d'octobre à mars, et des périodes avec un Rg plus élevé d'avril à septembre, certainement à cause des différences de longueur du jour. Au premier cycle, la croissance végétative du bananier a eu lieu pendant une période de faible Rg, tandis que la croissance des fruits a eu lieu pendant une période de Rg élevé. A l'inverse, au second cycle, la croissance végétative a eu lieu pendant une période de Rg élevé, tandis que la croissance des fruits a eu lieu pendant une période de faible Rg.

Cultivars étudiés

Les cultivars de Cavendish étudiés viennent de la collection de Vitropic et ont été choisis de manière à couvrir la gamme de taille du groupe Cavendish, du Dwarf type au Robusta type (Robinson and Galán Saúco, 2010; Simmonds, 1956). Rappelons que les cultivars sont les suivants : DC-01 (Dwarf type) ; Cot-01, Gua-01 (un standard Grande Naine), Gua-02, Mat-01, Mat-02, Mat-03, Mat-11, Mat-12, Ruby (Giant type) ; Ame-01, Poyo (Robusta type).

Mesure des traits

Durant deux cycles de culture, des mesures ont été réalisées sur 10 plants par cultivar pour étudier des traits relatifs à la morphologie des bananiers, aux composantes du rendement, au rapport source-puits et à l'acquisition des nutriments (Tableau 7).

Morphologie

A l'émergence du régime, la hauteur du pseudotrunc et sa circonférence à la base ont été mesurées. La robustesse a été calculée comme le rapport entre la circonférence et la hauteur.

Composantes du rendement

A l'échelle de la plante, le rendement peut être estimé de la manière suivantes (Meyer, 1975):

$$\text{Rendement (kg/plante/an)} = (\text{nombre de fruits par régime} \times \text{poids d'un fruit}) / \text{durée du cycle}$$

Nous avons mesuré la durée du premier cycle comme l'intervalle de temps entre la plantation et la récolte. Nous avons mesuré la durée du second cycle comme l'intervalle de temps entre les récoltes des deux cycles. Les régimes ont été récoltés à 900 degrés-jours après la sortie du régime sur une température de base de 14°C. Le nombre de fruits par régime (NF) a été compté à la récolte. Nous avons aussi mesuré le diamètre et la longueur de deux fruits de la 3^{ème} main, utilisée comme main de référence. Nous avons calculé un indicateur du poids du fruit (Ind_{fw}) comme le volume d'un cylindre qui aurait la même longueur et le même diamètre que le fruit, d'après la formule suivante :

$$Ind_{fw} = \pi \times \text{longueur} \times (\text{diamètre}/2)^2$$

Traits associés aux relations source-puits

Nous avons limité notre étude des relations source-puits sur les feuilles photosynthétisantes comme les principales sources, et sur le régime comme le principal puit. Les réserves carbonées et la compétition entre le régime et le rejet ont déjà été étudiées dans le chapitre précédent et ne seront pas mentionnées ici.

Nous avons noté la date d'émission, de suppression, la longueur et la largeur des feuilles, ainsi que la date de l'émergence du régime. La surface foliaire de chaque feuille mesurée a été calculée d'après la formule suivante :

$$\text{Surface foliaire} = 0.83 \times \text{longueur} \times \text{largeur} \text{ (Robinson and Nel, 1985)}$$

Lorsque les feuilles n'ont pas été mesurées, leur surface a été calculée à l'aide d'une régression linéaire simple. En effet, d'après les travaux de Dépigny et al. (2015), l'augmentation de la surface des feuilles du bananier émises au cours du cycle est linéaire et peut être étudiée comme une fonction linéaire de premier degré. Des analyses de données préliminaires nous ont permis de valider sur Cavendish ce modèle linéaire de l'augmentation de la surface foliaire. Le jeu de données utilisé pour cette validation provient de mesures de dynamiques de surfaces foliaires de bananiers Cavendish, réalisées par le Cirad en Guadeloupe en 2005.

Pour caractériser la taille de la source, nous avons calculé la surface foliaire totale émise (Total Emitted Leaf Area, TELA) comme la somme des surfaces foliaires de toutes les feuilles émises jusqu'à l'émergence du régime.

La force puits dépend de la taille du puits et de son activité, qui peut être évaluée par la croissance du puits (Marcelis, 1996). La taille du puits est souvent mesurée comme le nombre de fruits ou de grains (Asseng et al., 2017; Jorquera-Fontena et al., 2018; Jullien et al., 2001a; Pallas et al., 2013). De plus, quand la source n'est pas limitée pendant la croissance du fruit, le poids final du puits est limité par la taille du puits (Borrás et al., 2004; Li et al., 2015; Zhang et al., 2010). Ainsi, nous avons mesuré le nombre de fruits (NF) pour estimer la taille du puits et le potentiel du poids du régime.

La croissance du puits dépend principalement de la force source pendant la phase de croissance, comme cela a été montré par exemple sur le bananier (Jullien et al., 2001b), sur le colza (Zhang and Flottmann, 2018) et sur le maïs (Echarte et al., 2006). Pour quantifier la source pendant la croissance des fruits, nous avons calculé la somme des surfaces foliaires actives de l'émergence du régime à la récolte (Active Leaf Area during fruit growth, ALA_{fg}).

Jorquera-Fontena et al. (2018) ont utilisé le rapport entre la surface foliaire totale et le nombre de fruits pour quantifier les relations source-puits de différents cultivars de myrtille. Ce rapport a présenté des caractéristiques intéressantes puisqu' (i) il était corrélé avec plusieurs traits des feuilles et des fruits associés à l'acquisition des ressources et au rendement, (ii) il était significativement différent entre les cultivars et (iii) il était constant entre différents cycles malgré des variations saisonnières. Dans notre essai, nous avons calculé le rapport TELA/NF comme un indicateur du rapport source-puits des cultivars.

. Rapport R:S

Pour le second cycle seulement, le rapport R:S a été calculé comme le rapport entre un indicateur de la biomasse aérienne (AGB) produite par la plante et un indicateur de la biomasse racinaire.

La AGB a été calculée à partir de mesures sur les feuilles, le pseudotrunc, le bulbe, le régime du pied mère et le rejet d'après la formule suivante :

$$AGB (g) = a \times TELA + b \times Vps + c \times Vb + d \times Vpsr + e \times \text{poids du régime}$$

Où Vps est le volume du pseudotrunc du pied-mère à l'émergence du régime (dm^3), Vb est le volume du bulbe du pied-mère à l'émergence du régime (dm^3), $Vpsr$ est le volume du pseudotrunc du rejet à la récolte du pied-mère (dm^3), a est la quantité de matière sèche contenue dans une $1 m^2$ de feuille fraîche (g/m^2), b est la quantité de matière sèche contenue dans $1dm^3$ de pseudotrunc frais à l'émergence du régime (g/dm^3), c est la quantité de matière sèche contenue dans $1dm^3$ de bulbe frais (g/dm^3), d est la quantité de matière sèche moyenne contenue dans $1dm^3$ de rejet frais (g/dm^3), e est la teneur en matière sèche du régime (g/g).

Vps et $Vpsr$ ont été calculés d'après la méthode décrite par Stevens et al. (2020). Vb a été calculé d'après la formule suivante, en mesurant la circonférence du bulbe et sa hauteur à l'émergence du régime :

$$Vb = 1/6\pi \times \text{circonférence}^2 \times \text{hauteur}$$

Des essais préliminaires nous permettent de considérer que a, b, c, d et e sont des constantes au sein du groupe Cavendish et présentent les valeurs suivantes : $a=99.13 g/m^2$, $b=32.4 g/dm^3$, $c= 101.5 g/dm^3$, $d=27.7 g/dm^3$, and $e= 0.18 g/g$.

A la fin du second cycle, les systèmes racinaires de 3 plants/ cultivar ont été observés en réalisant des cartes d'impacts racinaires sur des profils de sol : un profil de sol de 2m de long et 1m de profondeur a été creusé à 60cm du pied-mère. Nous avons mesuré la position, la profondeur et le diamètre de chaque impact racinaire en utilisant une grille avec des compartiments de 10cmx10cm, placé sur le profil de sol. Les cartes d'impacts réalisées sont présentées en Annexes.

Pour chaque plant, nous avons mesuré des traits racinaires pour caractériser le système racinaire :

- la densité d'impacts racinaires : nombre d'impacts observés sur la surface de sol explorée (impacts/ m^2) ;
- la profondeur moyenne (cm) ;
- la surface explorée (dm^2) ;
- le diamètre moyen (mm).

Nous avons également calculé la surface des sections racinaires (cm²) qui est la somme de toutes les surfaces des sections racinaires mesurées, utilisée comme un indicateur de la biomasse racinaire pour calculer le rapport R:S.

. Taux de croissance relative (Relative Growth Rate, RGR)

Le RGR a été utilisé comme un indicateur de la demande de la plante en nutriments minéraux. Nous avons calculé le RGR de la plantation à l'émergence du régime du premier cycle, d'après la formule suivante :

$$RGR = \ln(AGB_{be}) - \ln(AGB_0) / (t_{be} - t_0), \text{ (Pérez-Harguindeguy et al., 2016)}$$

Où AGB_{be} (en g) est la biomasse aérienne à l'émergence du régime, AGB_0 (en g) est la biomasse aérienne à la plantation, t_{be} est la date d'émergence du régime et t_0 la date du début du cycle. Nous avons calculé AGB_{be} comme suit :

$$AGB_{be} (g) = a \times ALA_{be} + b \times Vps + c \times Vb$$

Où ALA_{be} est la surface foliaire active à l'émergence du régime. Comme les bananiers plantés étaient tous de taille homogène, nous considérons $AGB_0 = 25g$, ce qui correspond à la matière sèche d'un vitroplant à la plantation.

Le RGR n'a pas été mesuré en second cycle, car le stade de développement des rejets à la récolte du premier cycle était différent entre les plants, ce qui aurait influencé la valeur du RGR.

Fonction / signification des traits	Traits	Mesure et calculs
Morphologie	. Hauteur . Robustesse	A l'émergence du régime Rapport circonférence/hauteur
Composantes du rendement	. Durée du cycle . Nombre de fruits/régime (NF) . Fruit weight indicator (Ind_{fw})	A la récolte $\pi \times \text{longueur} \times (\text{diamètre}/2)^2$
Taille du puits = Potentiel du poids du régime	. NF	
Force source pendant la croissance des fruits	. Active Leaf Area during fruit growth (ALA_{fg})	Somme des surfaces foliaires actives de l'émergence du régime à la récolte
Taille de la source	. Total Emitted Leaf Area (TELA)	Somme de toutes les surfaces foliaires émises
Rapport source-puits	. TELA/ NF	
Caractéristiques du système racinaire	. Densité d'Impact Racinaire . Profondeur moyenne . Surface explorée . Diamètre moyen	Mesurés sur une carte d'impact racinaire sur un profil de sol en 2 nd cycle
Biomasse racinaire	. Surface des sections racinaires	
Biomasse aérienne	. AGB	Calculé à partir de mesures morphologiques
Acquisition des ressources minérales	Rapport Root:Shoot	
Demande de la plante en nutriments	Relative Growth Rate (RGR)	Croissance en biomasse de la plantation à l'émergence du régime du cycle 1

Tableau 7: Présentation des traits mesurés

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 3.5.3)(R Core Team, 2018). Pour chaque cycle, l'effet des cultivars sur les caractéristiques du bananier a été testé avec une ANOVA ($\alpha=0.05$). Le test post hoc de Tukey a été utilisé pour comparer les valeurs moyennes entre les cultivars. Des tests de corrélation de Pearson ($\alpha=0.05$) ont été réalisés pour vérifier la corrélation entre ALA_{fg} et Ind_{fw} pour chaque cycle, et pour vérifier la corrélation entre le rapport TELA/NF et Ind_{fw} pour chaque cycle.

Résultats

Morphologie des cultivars

Pour caractériser les cultivars de Cavendish, nous avons mesuré leur hauteur et leur robustesse dans chaque cycle (Figure 18). Les résultats des tests de Tukey sont les mêmes pour chaque cycle et montrent 3 groupes de cultivars : Poyo et Ame-01, les plus grands et les moins robustes ; DC-01 le plus petit et le plus robuste ; et le reste des cultivars avec une hauteur et une robustesse intermédiaire entre Poyo/Ame-01 et DC-01. On notera que ces trois groupes correspondent aux différents types taxonomiques : Robusta, Giant and Dwarf.

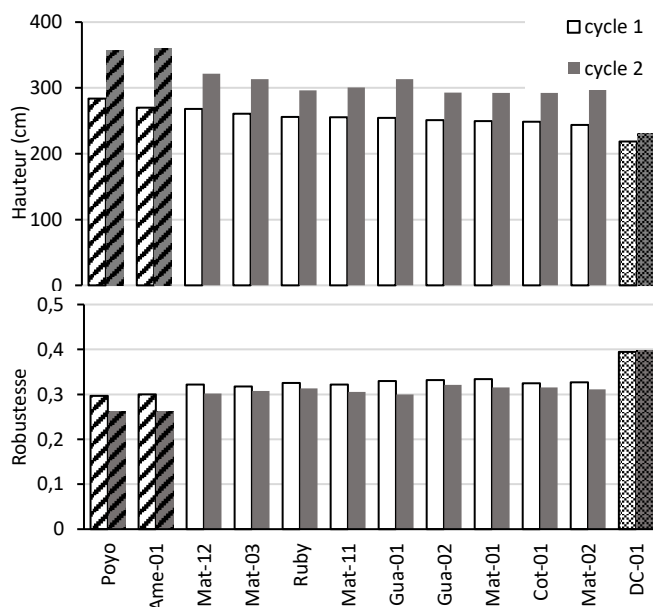


Figure 18 : Hauteur et robustesse moyenne des cultivars dans les deux cycles de culture. Les ANOVA sont très significatives pour chaque parcelle et chaque variable (p-value <0.001). Les différents motifs de remplissage indiquent que les valeurs moyennes sont significativement différentes (test de Tukey, $\alpha=0.05$).

Composantes du rendement

Les composantes du rendement des deux cycles sont comparées dans le Tableau 8. L'ANOVA montre qu'il n'y a pas de différence de Ind_{fw} entre les cultivars au premier cycle, avec une moyenne générale de 233 cm^3 . Cependant, pour tous les cultivars, Ind_{fw} a diminué entre le premier et le second cycle. On notera que cette diminution est particulièrement marquée chez DC-01 (-67%) qui a le plus petit Ind_{fw} au second cycle. A l'inverse, Poyo a la plus faible diminution de Ind_{fw} (-36%) et présente la valeur la plus élevée de Ind_{fw} au second cycle.

A propos du nombre de fruits (NF), on observe une différence significative entre les cultivars. DC-01 a eu le plus grand NF au premier cycle, tandis que Mat-12 et Ruby présentent les plus grands NF au second cycle. Dans les deux cycles, Poyo a le plus petit NF. Pour tous les cultivars, NF augmente du premier au second cycle, avec une augmentation moyenne de 50%. Mat-12 présente la plus grande augmentation (+66%) et DC-01 la plus petite (+19%).

On observe des différences de durée du cycle uniquement au premier cycle, où DC-01 a le plus long cycle et Mat-02 le plus court.

Cultivars	Nombre de fruits		Ind_{fw} (cm^3)		Durée du cycle (jour)	
	Cycle 1	Cycle 2	Cycle 1	Cycle 2	Cycle 1	Cycle 2
Ame-01	cd 162	cd 241	257	ab 127	bc 311	195
Cot-01	c 168	abc 260	253	ab 117	ab 321	198
DC-01	a 220	abc 262	285	b 89	a 335	216
Gua-01	c 166	abc 270	255	ab 130	abc 312	206
Gua-02	c 163	cd 236	269	ab 117	ab 321	196
Mat-01	cd 156	abcd 251	273	ab 115	abc 317	221
Mat-02	cd 162	abcd 258	232	ab 112	c 295	215
Mat-03	cd 163	bcd 249	245	ab 134	bc 306	199
Mat-11	bc 175	abcd 250	277	ab 130	abc 313	224
Mat-12	bc 177	a 295	266	b 99	abc 320	193
Poyo	d 143	d 218	240	a 153	bc 309	191
Ruby	bc 190	ab 283	221	b 105	ab 321	198
p-value	***	***	n.s.	**	***	n.s

Tableau 8 : Moyennes des composantes du rendement pour les 12 cultivars dans les deux cycles : nombre de fruits, Ind_{fw} , durée du cycle. ANOVA : n.s.: non-significatif; *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. Si $p < 0.05$, les différentes lettres indiquent que les valeurs moyennes sont significativement différentes (test de Tukey, $\alpha = 0.05$).

Nous avons mesuré le ALA_{fg} pour quantifier la force source pendant la croissance des fruits. Pour tous les cultivars, nous avons observé une forte diminution de ALA_{fg} du premier au second cycle (Figure 19A), avec respectivement une source moyenne de 791 m² and 670 m². Cette tendance peut s'expliquer par une forte pression de la cercosporiose pendant le second cycle au moment de la croissance des fruits, qui a conduit à un effeuillage sévère et donc à une diminution de la surface foliaire active. L'ANOVA montre des différences significatives de ALA_{fg} entre les cultivars au premier cycle (p -value<0.001) mais aucune différence au second (p -value >0.05).

Nous avons mesuré le rapport TELA/NF pour caractériser le rapport source-puits des cultivars (Figure 20). On observe que le rapport TELA/NF est très stable entre les deux cycles, avec des valeurs similaires dans chaque cycle. Pour chaque cycle, DC-01 et Ruby ont les plus petits rapports TELA/NF alors que Poyo a le plus élevé. Le rapport TELA/NF de Ame-01 et Mat-03 a visiblement augmenté au second cycle, pour atteindre une valeur équivalente à celle de Poyo.

82

Cependant, dans le second cycle, on observe une relation linéaire positive entre les deux variables ($R^2=0.70$), confirmée avec un test de Pearson très significatif ($p\text{-value}<0.001$).

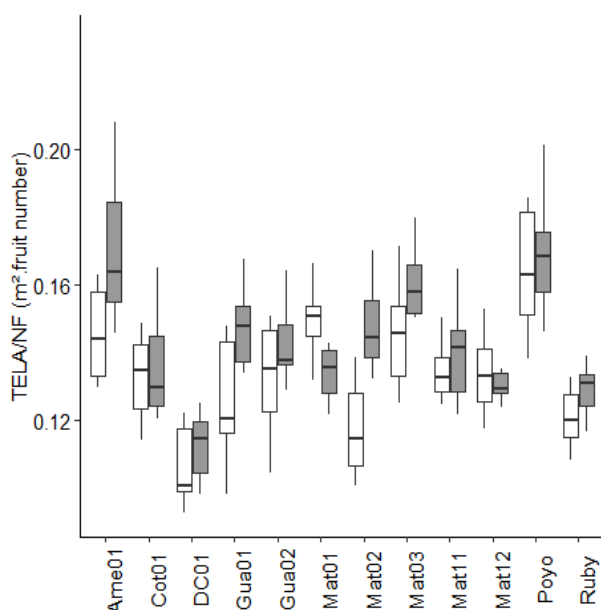


Figure 20: Rapport TELA/NF des cultivars dans les deux cycles (cycle 1 : blanc, cycle 2 : gris). Dans chaque cycle, l'ANOVA est très significative ($p\text{-value}<0.001$).

Caractéristiques du système racinaire

Les traits racinaires permettant de caractériser le système racinaire sont présentés dans le Tableau 9. Les ANOVA ne sont pas significatives, il n'y a donc pas de différence des traits racinaires entre les cultivars. Les moyennes générales de la densité d'impacts racinaires, de la profondeur moyenne, de la surface explorée et du diamètre moyen sont respectivement 162 impacts/m², 34.9 cm, 66.4 dm² et 3.5mm.

Cultivars	Densité d'impacts racinaires (impacts/m ²)	Profondeur moyenne (cm)	Surface explorée (dm ²)	Diamètre moyen (mm)
Ame-01	142	34.56	69.6	3.1
Cot-01	160	35.39	70.7	3.4
DC-01	177	36.39	66.4	3.5
Gua-01	182	33.19	66.3	3.5
Gua-02	157	33.6	67.0	3.3
Mat-01	156	34.67	59.3	3.5
Mat-02	173	41.14	59.3	3.2
Mat-03	160	36.28	73.7	3.2
Mat-11	162	35.51	85.7	3.3
Mat-12	160	39.97	61.7	3.5
Poyo	152	33.93	62.3	4.0
Ruby	64.26	34.34	59.0	3.7
p-value	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tableau 9: Moyenne des traits racinaires des cultivars, mesurés au second cycle. ANOVA : n.s. : non significatif

Acquisition des ressources minérales

Nous avons évalué l'acquisition des ressources minérales des cultivars en mesurant leur rapport R:S comme un indicateur de la part de biomasse allouée aux racines, et le RGR comme un indicateur de la demande de la plante. Pour chaque variable les ANOVA montrent des différences significatives entre les cultivars (p -value < 0.01).

La Figure 21A présente le RGR en fonction du rapport R:S. On observe des différences entre les cultivars : Ame-01 et Poyo sont caractérisés par un faible rapport R:S mais un RGR élevé. A l'inverse, DC-01 a un rapport R:S élevé mais un faible RGR. Mat-03 a un rapport R:S élevé et un RGR élevé. Mat-02 a le plus grand RGR parmi les cultivars mais un rapport R:S moyen par rapport à l'ensemble des cultivars. Enfin, Mat-11 a un RGR moyen mais le rapport R:S le plus élevé.

Cependant, d'après les résultats du test de Tukey (Figure 21B), la plupart des cultivars ne sont pas significativement différents les uns des autres, que ce soit par leur RGR ou leur rapport R:S.

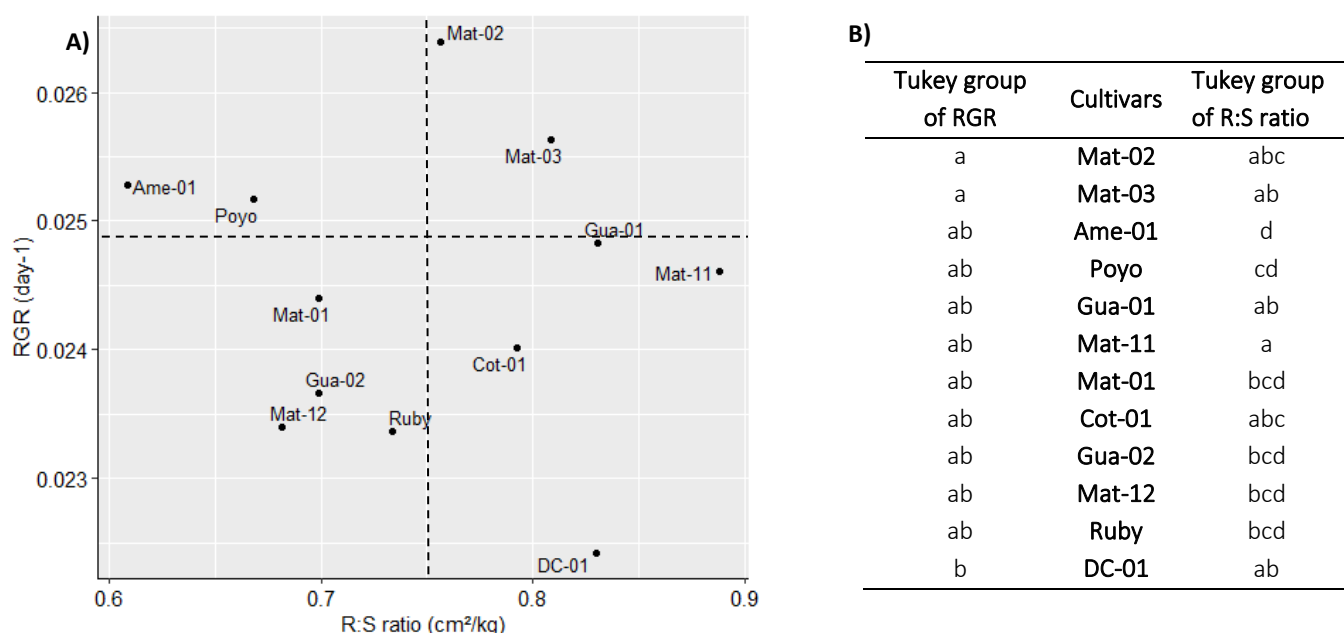


Figure 21: A) RGR en fonction du rapport R:S. Les lignes en pointillés indiquent les moyennes générales de RGR et de rapport R:S. B) Test post-hoc de Tukey appliqué au RGR et au rapport R:S. Les différentes lettres indiquent que les valeurs moyennes sont significativement différentes (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

Discussion et conclusion

Rapport TELA/NF

Nous avons observé que les cultivars ont des rapports TELA/NF significativement différents, avec des valeurs très stables entre les cycles. De plus, nous avons obtenu une corrélation positive entre le rapport TELA/NF et Ind_{fw} au second cycle, où la force source était faible pendant la croissance des fruits, à cause d'un faible Rg et d'une faible ALA_{fg} . En effet, dans notre étude, Poyo, Ame-01 et Mat-03

ont les plus grands rapports TELA/NF mais aussi les Ind_{fw} les plus élevés au second cycle. A l'inverse, DC-01 présente le plus faible rapport TELA/NF et le plus petit Ind_{fw} au second cycle.

Ainsi, le rapport TELA/NF est un trait avec des caractéristiques intéressantes pour évaluer les cultivars de Cavendish car, d'abord, sa valeur dépend du cultivar, ensuite, sa valeur est stable entre les cycles et les conditions environnementales, et enfin, il est corrélé à Ind_{fw} , une composante du rendement, lorsque la force source est faible. Ces résultats confirment ceux de Jorquera-Fontena et al. (2018) sur les myrtilles, dont nous nous sommes inspirés pour sélectionner ce trait.

Le rapport TELA/NF semble donc un trait intéressant pour caractériser le rapport source-puits des cultivars de Cavendish, ainsi que leur capacité à supporter une diminution de la source. Les cultivars avec un rapport TELA/NF élevé, comme Poyo, Ame-01 et Mat-03, allouent plus de biomasse à leur source et auraient des meilleures performances avec un effeuillage sévère que les cultivars avec un faible rapport TELA/NF comme DC-01.

Acquisition des ressources minérales

Nos résultats ont montré des différences entre les cultivars de rapport R:S et de RGR. Ces résultats suggèrent donc que les cultivars n'aient pas les mêmes capacités d'acquisition des ressources minérales ni les mêmes performances avec des ressources minérales limitées.

Cependant, nous n'avons observé aucune différence de l'architecture du système racinaire entre les cultivars.

Le rapport R:S est un indicateur de la biomasse allouée aux racines et, donc, un indicateur de la taille du système racinaire. Plusieurs études ont montré que la performance agronomique avec des ressources minérales et hydriques limitées était corrélée à un rapport R:S élevé et un large système racinaire (Chloupek et al., 2010; Debaeke et al., 2021; Gahoonia and Nielsen, 2004; Iqbal et al., 2021; Karcher et al., 2008; Lammerts van Bueren et al., 2002; Worku et al., 2012). Ainsi, les cultivars avec un rapport R:S élevé seraient plus adaptés à des ressources minérales limitées.

De plus, les cultivars avec un faible RGR pourraient être moins sensibles à une diminution des ressources du sol que ceux avec un RGR élevé. Lambers and Poorter (2004) ont montré que dans les écosystèmes naturels, les espèces avec un RGR élevé avaient une croissance plus rapide et un taux de prélèvement des nutriments élevé, ce qui les rendait adaptées à des sols riches en nutriments. A l'inverse, les espèces avec un faible RGR seraient plus adaptées aux sols pauvres en nutriments (Diémé et al., 2019; Ryser and Wahl, 2001; Taub, 2007). Harbur et Owen (2004) ont également observé que les espèces avec un RGR élevé étaient plus sensibles à une diminution de disponibilité des ressources azotées que les espèces avec un faible RGR.

Par conséquent, les cultivars avec un rapport R:S élevé et un faible RGR, comme DC-01, ou un RGR moyen, comme Mat-11, seraient les plus performants des cultivars étudiés avec des ressources minérales limitées. A l'inverse, les cultivars avec un RGR élevé et un rapport R:S faible, comme Ame-01 et Poyo, ou moyen comme Mat-02, seraient les plus sensibles à une diminution des ressources minérales.

Conclusion

Nous avons utilisé des traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources minérales pour caractériser une gamme de cultivars de Cavendish. La valeur de ces traits varie entre les cultivars, suggérant que ces cultivars du groupe Cavendish (1) n'ont pas les mêmes capacités d'acquisition et d'utilisation des ressources carbonées et minérales, et (2), par conséquent, n'auraient pas la même performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales.

Le rapport TELA/NF, le rapport R:S et le RGR apparaissent comme des traits prometteurs pour prédire la performance agronomique des cultivars avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées. D'après la valeur de ces traits et les résultats obtenus dans le Chapitre 1, nous émettons les hypothèses suivantes :

- Poyo, Ame-01 et Mat-03 seraient plus performants que les autres cultivars avec un effeuillage sévère. En effet, ces trois cultivars ont un rapport TELA/NF élevé et, de plus, Ame-01 et Mat-03 ont un Vps élevé, donc une plus grande quantité de réserves mobilisables.
- A l'inverse, DC-01 et Ruby, qui ont un rapport TELA/NF faible, seraient les moins performants avec un effeuillage sévère.
- Les cultivars possédant un rapport TELA/NF intermédiaire et n'ayant pas de Vps élevé seraient sensibles à un effeuillage sévère.
- Cependant, ces deux cultivars ainsi que Mat-12 ont un NF élevé, donc un potentiel de poids du régime élevé et seraient très performants dans des conditions de culture non limitantes. De plus, Mat-12 qui possède un Vps élevé, pourrait être performant malgré un effeuillage sévère.
- Poyo, Ame-01 et Mat-02 seraient les plus sensibles à un déficit azoté, possédant un faible ou un moyen rapport R:S et un RGR élevé.
- DC-01, Mat-11 et Gua-01 seraient performants malgré un déficit azoté, possédant un RGR moyen ou faible et un rapport R:S élevé.
- Les autres cultivars, avec un R:S moyen et un RGR moyen, seraient sensibles à un déficit azoté.

CHAPITRE 3 : Evaluation de la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et contrastées. Mesure du rendement et des composantes du rendement.

Assessing the yield of 12 Cavendish cultivars in different suboptimal cropping conditions : severe deleafing and/or low nitrogen

Abstract

Worldwide, particularly in the French West Indies (FWI), alternative cultural practices to chemicals are now being implemented to improve the sustainability of banana cropping systems, as the use of organic fertilizers, live mulch and prophylactic deleafing. However, they also generally reduced both available soil resources and photosynthetic production, and thus, decreased the yield. In this study, we evaluated the yield of 12 Cavendish cultivars in non-limiting cropping conditions (N+L+) and three different suboptimal cropping conditions: severe deleafing (N+L-), low nitrogen conditions (N-L+), severe deleafing + low nitrogen conditions (N-L-). Then we compared the yield and yield components values obtained in the suboptimal cropping conditions with the values obtained in N+L+, that we assumed as the potential. To meet this goal, we cropped the cultivars in four contrasting plots, with two deleafing itineraries (L+: casual Black Sigatoka control in FWI; L- : difference of 3 leaves with L+) and two fertilization and weed control itineraries (N+ : 440kg/ha applied nitrogen and bare ground; N- : 260kg/ha applied nitrogen and competitive cover crop). On each plot, we measured a set of plant traits related to yield and yield component. Firstly, we found differences of yield and yield components between the plots in the following order: N+L+ > N+L-> N-L+ > N-L-. Secondly, there were significant differences of yield and yield components between the cultivars in N+L+, N+L- and N-L+, but no difference between the cultivars in N-L-. Ame-01 had the highest yield in N+L+, Mat-12 in N+L- and Gua-02 in N-L+. In every plot, DC-01 exhibited the lowest yield with the smallest bunches and fruit diameter. Finally, we observed that some cultivars exhibited a good yield stability between the plots. Ruby had similar yield in N+L+ and N+L- and few differences of yield an yield components between N+L+ and N-L+. Also, Gua-02 had the fewest differences between N+L+ and N-L-. Those results allowed us to raise hypothesis on the tolerance of deleafing and nitrogen shortage of some cultivars.

Introduction

The new challenges of dessert banana cultivation concern the adoption of environmentally friendly practices. Indeed, the cultivation of dessert bananas for exportation has long been intensive monoculture with a high level of chemical inputs. This mode of cultivation has caused pesticide pollution (soil, water, population) (Cabidoche et al., 2009; Castillo et al., 2000; Geissen et al., 2010; Houdart et al., 2009) and damaged the soil health (reduced fertility, reduced biological activity, erosion) (Delvaux and Dorel, 1990). Moreover, a reflection on fertilization is carried out, in order to reduce the quantities brought to avoid the risks related to mineral nitrogen (leaching, soil acidification, pollution) and to better adapt the quantities of nitrogen brought to those really uptaken by the plant (Cabidoche et al., 2002b).

Alternative practices to chemical products and to fertilizers with mineral nitrogen are increasingly used (Risède et al., 2019). Sanitary deleafing is a prophylactic practice to control black Sigatoka disease and to avoid the use of foliar fungicides (Guillermet et al., 2018). Instead of using herbicides to control weeds, live mulch can be used in banana crop. This live mulch can be planted with accompanying cover plant or can be composed of spontaneous species and controlled mechanically. Live mulch also allows to add specific diversity, and to bring different services to the banana crop (soil cover, regulation of pest population, improvement of the soil structure) (Damour et al., 2015; Djigal et al., 2012; Carval et al., 2016). Fertilizers with organic nitrogen, such as green waste, composts and herbivore's manures, are used to replace fertilizers with mineral nitrogen such as chemical fertilizers and slurry.

However, those practices can induce to suboptimal growing conditions for banana. Indeed, sanitary deleafing reduces the photosynthetic leave area of the plant, which can involve a decrease of the amount of photo-assimilates and decreases the bunch weight. Concerning the live mulch, it can compete with the banana tree for soil elements (Achard et al., 2018). Finally, for the organic nitrogen, it is not immediately available to the banana plant and its mineralization depends on many factors, not controlled by the grower. A reduction of nitrogen supply can delay flowering (Damour et al., 2012), reduce the bunch weight (Torres B. et al., 2014) and thus decrease the yield. A solution to this problem would be to crop cultivars that perform well under these suboptimal conditions.

The cultivars currently used have been evaluated and selected only for non-limiting cropping conditions (Cabrera Cabrera and Galán Saúco, 2005; Eckstein et al., 1998a; Fonsah et al., 2007; Galán Saúco et al., 1998b; Nuno et al., 1998; Robinson et al., 1993). Those studies found that cultivars of the Cavendish groups exhibited differences in term of morphology and of yield in non-limiting conditions. It is therefore not possible to identify cultivars that perform well under suboptimal conditions.

In view of the differences between the cultivars of the Cavendish group in non-limiting conditions, we assumed there were also differences of yield between Cavendish cultivars in suboptimal cropping conditions.

The objective of this paper was to evaluate the yield of 12 Cavendish cultivars under three suboptimal cropping conditions: (i) severe deleafing, (ii) low nitrogen condition, (iii) severe deleafing + low nitrogen condition. To meet this goal, at first, we evaluated the yield of the banana cultivars under four contrasting itineraries, different in term of deleafing severity and of available nitrogen amount for the plant. Then we quantify the difference between the yield potential of the cultivars and their yield in the three suboptimal cropping conditions.

Material and methods

Experimental design and growing conditions

The experiment was conducted at Capesterre-Belle-Eau (Guadeloupe, French West Indies), in the banana plantation of Bois-Debout (16°01'43"N, 61°35'48" W, average annual rainfall 2600 mm, mean temperature 26°C) from June 2019 to March 2021, corresponding to two crop cycles. The soil is classified as andosol (FAO, 2014). The experimental field had been planted with sugarcane crop 3 years, then the soil was tilled twice before planting. The planting materials were tissue culture plants supplied by Vitropic.

The purpose of the experiment was to evaluate a range of commercial cultivars in several cropping conditions, with one non-limiting cropping condition and three suboptimal cropping conditions: severe deleafing, low nitrogen condition, severe deleafing and low nitrogen condition. To meet this aim, the experimental field was composed of four elementary 0.22 ha plots, different in term of deleafing severity (L+; L-), and of the fertilisation and the weed management (N+; N-) (Figure 22). Each elementary plot contained 12 cultivars with 15 measured plants per cultivars and a line of edge. The plants were randomly planted at a density of 930 plants per ha (3m x 3m spacing). We assumed that this plant density was low enough to limit light competition in the banana population.

Description of L+ and L- itineraries

On the L+ plots, the black Sigatoka control was the same as in industrial banana plantations in Guadeloupe: a prophylactic deleafing was done every week and a mixture of triazole fungicide and mineral oil was sprayed three times per year. On the L- plots, a severe deleafing was applied in supplement of L+ black Sigatoka control, to obtain a difference of 3 leaves with L+ during all the experiment.

Description of N+ and N- itineraries

On the N+ plots, 450kg/ha of nitrogen was applied during the experiment, which corresponds to the fertilization in industrial banana plantations. Herbicide was used to avoid competition with weed. On the N- plot, 270kg/ha of nitrogen was applied during the experiment. A competitive cover crop was maintained during all the experiment and managed by regular grinding.

Aim of each elementary plot

The N+L+ plot was the witness plot, closed of the non-limiting cropping conditions of industrial banana plantation, with no limitation due to black Sigatoka or the amount of nitrogen. We considered that the cultivars expressed their potential in N+L+.

The N+L- plot aimed to assess the cultivar with severe deleafing (L).

The N-L+ plot aimed to assess the cultivars with low nitrogen condition (N).

The N-L- plot aimed to assess the cultivars with severe deleafing and low nitrogen condition (LN). It was the most limiting cropping conditions.

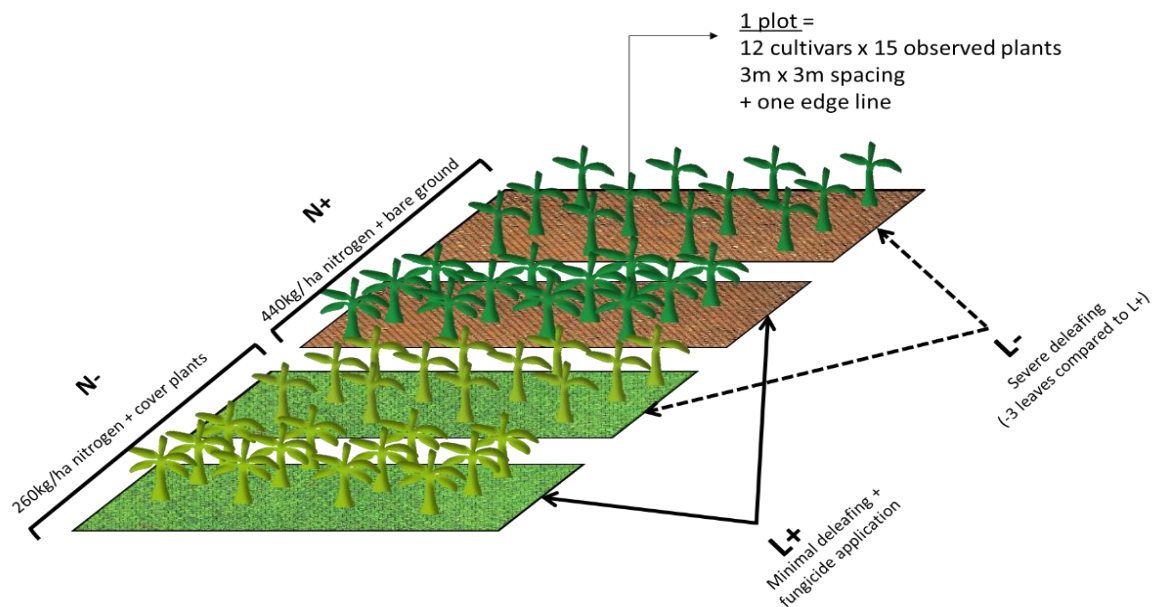


Figure 22: Description of the four elementary plots (N+L+, N+L-, N-L+ and N-L-) and of the different itineraries (L+, L-, N+, N-). N+L+ was the witness plot, where we assumed cultivars expressed their potential. We considered the three other plots as suboptimal with differences in term of yield-limiting practices: N+L-: severe deleafing; N-L+: low nitrogen condition; N-L-: severe deleafing with low nitrogen condition.

Planting material

Planting material were banana vitroplants, selected in the Vitropic brochure. We studied 12 cultivars of Cavendish bananas, from Dwarf type to Robusta type (Robinson and Galán Saúco, 2010; Simmonds, 1956): DC-01 (Dwarf type); Gua-01, Mat-11, Mat-12, Cot-01, Gua-02, Mat-01, Mat-02, Mat-03, Ruby (Giant type); Ame-01 and Poyo (Robusta type). Presentation of the cultivars was available in Rapetti and Dorel (2022)

Measurements

Since there was no effects of the contrasting itineraries in the first cycle, all the measurements were performed in the second crop cycle.

Morphological characteristics

At bunch emergence, the pseudostem height and girth at 1 meter above the ground were measured. The robustness was calculated as the girth/height ratio. We counted the number of leaving leaves at bunch emergence (NLL_{be}) and at harvest (NLL_h).

Yield and yield components

The yield at plant scale is the mass of bunches produced for a year. It depends on the bunch weight and on the number of bunches produced for a year that we called here the production rate. The bunch weight depends on the fruit number per bunch and the individual fruit weight, whose diameter is an indicator. Moreover, the commercial value of the fruit depends on their diameter, as a fruit too thin (diameter under 3.0cm) is not marketable.

At the end of each production cycle, bunches were harvested according the decision rule of the Guadeloupe and Martinique producers: 900 degree-days after bunch emergence $\pm$ 90 degree-days depending when the fruit diameter of the last hand reached 32mm. If the fruit diameter reached 32mm before 900 degree-days, the bunch was harvest at 810 degree-days; if the fruit diameter did not reach 32mm at 900 degree-days, the bunch was harvest at 990 degree-days. The fruit number and weight of each bunch were determined. We also measured the diameter of two fruits of the third hand. We measured the cycle duration as the interval between the first and second cycle harvests. For each cycle, the production rate was calculated as $\frac{1}{\text{cycle duration}}$. The yield at plant scale was calculated as follow:

$$\text{Yield (kg.year}^{-1}\text{)} = \text{bunch weight (kg)} * \text{production rate (year}^{-1}\text{)}.$$

Relative differences with the potential

For the plots N+L-, N-L+ and N-L- we measured the relative difference of yield and of yield components values with the values obtained in N+L+, which we assumed as the plot where the cultivars expressed their potential. We called respectively Diff L, Diff N and Diff LN the relative difference between N+L+ and N+L-, N-L+ and N-L-.

For each cultivar, and for each variable $Y = \{\text{yield, bunch weight, production rate, fruit number, fruit diameter}\}$, potential ($POT_{\text{cultivar}/Y}$) was calculated as the mean Y value of the cultivar in N+L+. For $X = \{L; N; NL\}$ and for each plant i , the difference with the potential of i on Y (Diff X/Y (i)) was calculated as a function of the Y potential of the cultivar of i ($POT_{\text{cultivar}(i)/Y}$) and Y value of i ($Y(i)$), as follow:

$$\text{Diff X/Y (i)} = [(POT_{\text{cultivar}(i)/Y} - Y(i)) / POT_{\text{cultivar}(i)/Y}]$$

For each cultivar, the mean Diff X/Y was calculated and analysed.

If mean Diff X/Y = 0, then $POT_{cultivar/Y} = Y(i)$: the cultivar obtained the same value of Y than the potentiel.

If Diff X/Y > 0, then $POT_{cultivar/Y} > Y(i)$: the cultivar obtained a smaller value of Y compared to the potential, more the Diff X/Y is closed to 1, more the difference with the potential is higher. If Diff X/Y < 0, then $POT_{cultivar/Y} < Y(i)$: the cultivar obtained a higher value of Y compared to the potential.

Validation of the difference between L+ and L- and between N+ and N-

To validate the difference between L+ and L-, we tested the effect of deleafing severity on NLL_{be} and on NLL_h with Kruskal-Wallis test, which were significant (Figure 23A).

To validate the difference between N+ and N-, at first, soil analyses were done every month from may 2020 (beginning of the second cycle in every plot) to September 2020 (N+ harvest and beginning N-bunch emergence) to measure soil nitrogen amount ($[N]_{soil}$) (Figure 23C). We observed a difference of $[N]_{soil}$ between N+ and N- during all the experiment, with higher values in N+. Moreover, $[N]_{soil}$ in N- was always below 50mg/kg that was considered as the threshold below which the banana plant was in nitrogen deficit. At second, nitrogen status of plants was evaluated with SPAD-502 (Minolta) (Bullock and Anderson, 1998) measures at bunch emergence. We tested the effect of fertilization and weed control on SPAD values with Kruskal-Wallis test, which was significant (Figure 23B).

A	NLL_{be}	NLL_h
L+	10,5	2,2
L-	7,0	1,2
p-value	$2,2 \cdot 10^{-16}$	$3,4 \cdot 10^{-10}$

B	SPAD
N+	68,0
N-	59,6
p-value	$2,2 \cdot 10^{-16}$

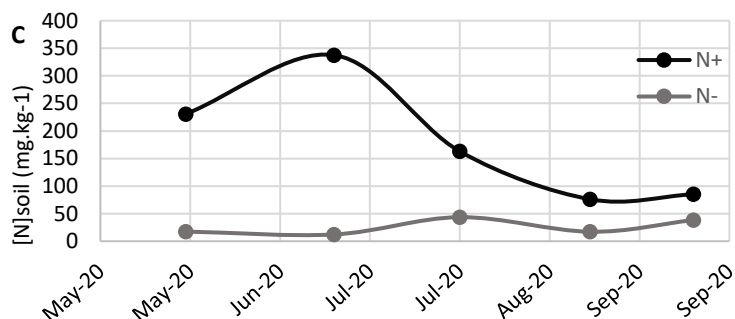


Figure 23: A) Number of Living Leaves at bunch emergence (NLL_{be}) and at harvest (NLL_h) of the second crop cycle in the L+ and L- plots. Kruskal-Wallis (K-W) p-value showed significant differences between L+ and L-. B) SPAD value in the N+ and N- plots in the second crop cycle. Kruskal-Wallis (K-W) p-value showed significant differences between N+ and N-. C) Soil concentration of mineral nitrogen in N+ and N- plots from may 2020 to October 2021.

Statistics

All statistical analyses were performed with R software (version 3.5.3) (R Core Team, 2018).

For each plot and each variable, the effects of the cultivar on the variables with ANOVA ($\alpha=0.05$). The Tukey post hoc test was used to compare average values per cultivar.

Results

Morphological characteristics of the cultivars in each plot

We measured the height and the robustness of the cultivars in the four elementary plots (Figure 24 and Table 10). ANOVA showed significant differences between the cultivars. The results of the Tukey test were the same for all plots and highlighted three groups: Poyo and Ame-01 as the tallest and the less robust cultivars, DC-01 as the shortest and the most robust cultivar, and the rest of the cultivars with similar height and robustness, between Poyo/Ame-01 and DC-01. It is noteworthy that these three groups coincided with the three taxonomic Cavendish types: Robusta, Giant and Dwarf.

We observed a general decrease of the mean height of the cultivars between the optimal plot N+L+ and the three others plots. The heights were higher in N+L+ than in N+L-, followed by N-L+ and N-L-, with respectively a mean height of 317m, 314m, 291m and 267m. By contrast, the mean robustness of the cultivars were very steady between the plots.

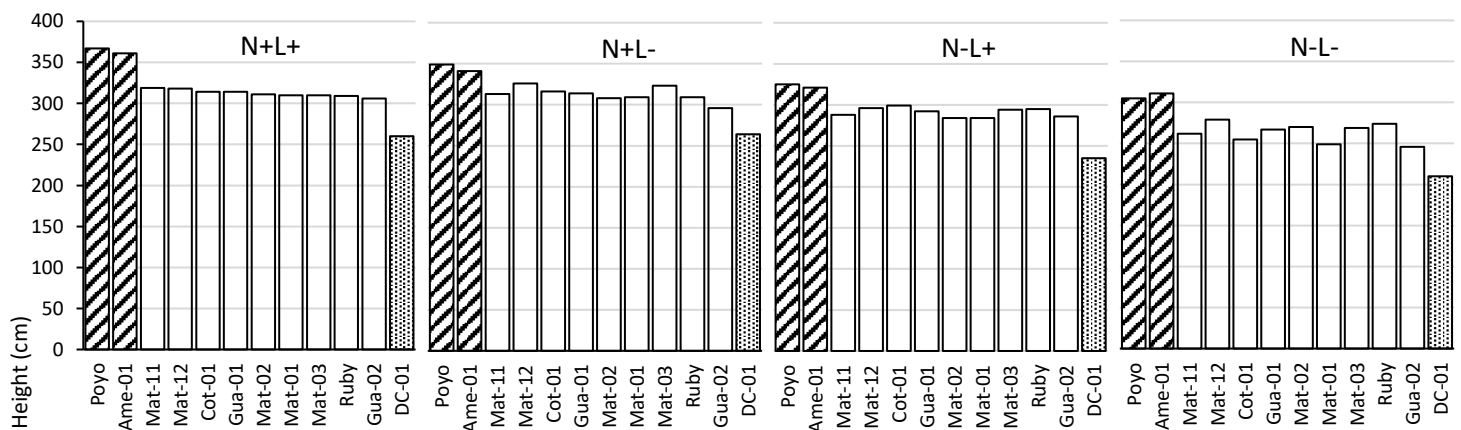


Figure 24 : Average pseudostem height of the cultivars in the four elementary plots. ANOVA were highly significant for every plot (p-value <0.001). The different filling patterns indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

Culivars	Tukey group	N+L+	N+L-	N-L+	N-L-
DC-01	a	0.31	0.30	0.32	0.33
Gua-02	b	0.25	0.24	0.25	0.26
Ruby	b	0.24	0.26	0.25	0.25
Mat-03	b	0.25	0.24	0.26	0.26
Mat-01	b	0.25	0.24	0.26	0.26
Mat-02	b	0.24	0.24	0.26	0.25
Gua-01	b	0.24	0.24	0.25	0.26
Cot-01	b	0.25	0.24	0.25	0.25
Mat-12	b	0.24	0.23	0.25	0.25
Mat-11	b	0.24	0.24	0.25	0.25
Ame-01	c	0.22	0.23	0.22	0.22
Poyo	c	0.21	0.21	0.21	0.21

Table 10 : Average robustness of the cultivars in the four elementary plots. ANOVA were highly significant for every plot (p<0.001). Different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$).

Yield and yield components in each plot

Yield of the cultivars in the four elementary plots were presented in the Figure 25. The N+L+ plot exhibited the highest yields, followed by N+L-, then N-L+ and finally N-L-, with respectively a mean yield of 91 kg.year⁻¹, 84 kg.year⁻¹, 55 kg.year⁻¹ and 34 kg.year⁻¹. ANOVA showed significant difference between the cultivars in N+L+, N+L- and N-L+. We observed that Ame-01 and Mat-12 exhibited the highest yield in N+L+ and N+L-, whereas Gua-02 had significant higher yield in N-L+ compared of the rest of the cultivars. In every plot, DC-01 exhibited the lowest yield.

We also noticed that the yield differences between the plots were not similar between the cultivars. Indeed, Mat-12 and Ruby had the same yield in N+L+ than in N+L-. Concerning Gua-02, it was the only cultivar to have a higher yield in N-L+ than in N+L-.

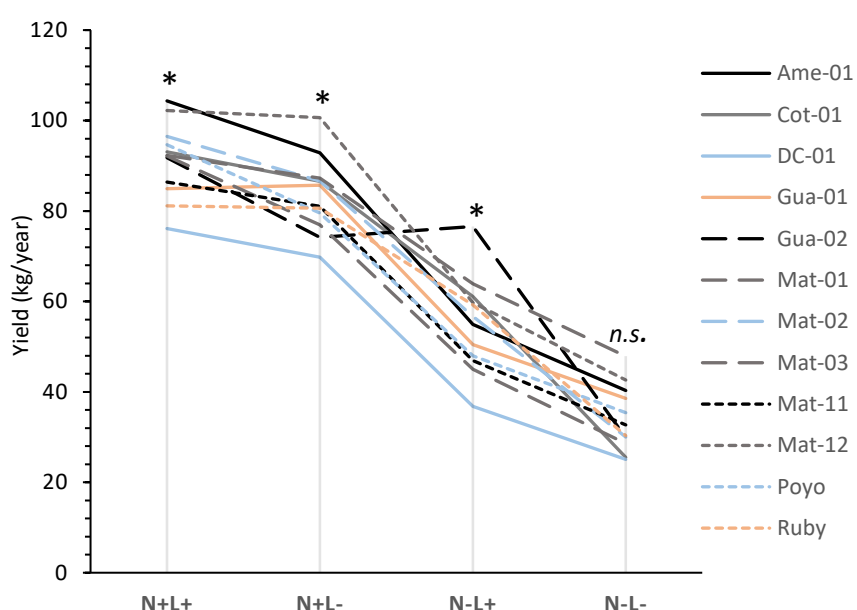


Figure 25: Average yield of the cultivars in the four elementary plots. ANOVA: n.s.: non-significant; * <0.05.

Focusing on the yield components of N+L+ plot, where the cultivars expressed their potential (Table 11), Tukey-test showed few significant differences between most of the cultivars. However, some cultivars stand out from the crown, as Ame-01, which had the highest yield in this plot, had also the highest bunch weight with large fruits. On the opposite, DC-01, that exhibited the lowest yield, had the lowest bunch weight and the shortest fruit despite of the highest fruit number.

The yield components of the three other plots (N+L-, N-L+, N-L-), presented in Supplement Information (Table 12), showed some distinguishable cultivars. Comparing the yield components of N+L+ with the other plots, we observed N+L+ had the highest values, followed by N+L-, N-L+ and finally N-L-. Despite low values for all yield components in N-L-, note that all fruit diameters were above 3cm, which is the minimal diameter require to commercialize banana. We observed, at first, that for every plot, DC-01 had the lowest bunch weight, the shortest fruit diameter, but the higher fruit number. At second, Poyo

always had the lowest fruit number, but had always one of the highest fruit diameters. At third, Gua-02 that exhibited the higher yield in N-L+, had the higher production rate in this plot. Concerning the other cultivars, Tukey tests showed few differences in term of yield components in every plot.

Table 11 : Average yield components (production rate, bunch weight, fruit number and fruit diameter)

Cultivars	Production rate(year ⁻¹)	Bunch weight (kg)		Fruit number		Fruit Diameter (cm)	
Ame-01	2.00	52	a	242	b	3.9	a
Cot-01	2.03	46	abc	263	ab	3.7	ab
DC-01	1.96	39	c	283	a	3.4	c
Gua-01	1.87	45	abc	249	b	3.7	ab
Gua-02	1.96	46	abc	248	b	3.7	abc
Mat-01	1.94	47	abc	265	ab	3.7	ab
Mat-02	2.03	48	abc	256	ab	3.8	a
Mat-03	1.91	48	ab	256	ab	3.8	ab
Mat-11	1.87	46	abc	259	ab	3.7	ab
Mat-12	2.00	49	ab	272	ab	3.7	ab
Poyo	2.09	45	abc	213	c	3.8	ab
Ruby	1.96	40	bc	269	ab	3.4	bc
<i>p-value</i>	<i>n.s.</i>	<i>**</i>		<i>***</i>		<i>***</i>	

of the cultivar in N+L+. ANOVA: n.s.: non-significant; **: <0.01; ***: <0.001. Different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$)

Relative differences with the potential (Diff L, Diff N and Diff LN)

We measured relative differences with the potential (N+L+) for the yield and yield components (production rate, bunch weight and fruit number) of every cultivar and for each suboptimal plots (N+L-, N-L+, and N-L-). The relative differences with the potential for the fruit diameter exhibited low value for all cultivars and all plots (Diff L/fruit diameter <0.05, Diff N/fruit diameter < 0.08, Diff LN/fruit diameter < 0.15) and were presented in Supplementary Information (Figure 27). The relative differences with the potential for the yield and the other yield components were presented in the Figure 26. For every variable, we found Diff L were inferior to Diff N that were inferior to Diff LN.

Difference with N+L- (Diff L)

We noticed few differences between the potential and N+L-, as for all variables and all cultivars Diff L were inferior to 0.25. Concerning the yield, Mat-01, Poyo and Gua-02 exhibited the highest Diff L/yield. For the other cultivars, Diff L/yield were inferior to 0.12.

Ruby, Gua-01, Mat-03 and Mat-12 exhibited very small Diff L/yield, inferior to 0.05. Concerning the production rate, for all cultivars Diff L/production rate was inferior to 0.10 with negative values for five cultivars (Mat-12, Mat-03, Gua-01, Mat-11 and Ruby). Ruby was the sole cultivar with a null Diff L/bunch weight, whereas Gua-02 had the higher Diff L/bunch weight (0.22). For all the cultivars, there were few differences of fruit number, with Diff L/fruit number inferior to 0.10.

Difference with N-L+ (Diff N)

We noticed noteworthy differences between the potential and N-L+, notably on the yield, with Diff N/yield comprised between 0.19 and 0.52. Poyo, Ame-01, Mat-01 and DC-01 had the highest values. On the opposite, Gua-02 had the smallest value of Diff N/yield, inferior to 0.19, followed by Ruby and Mat-03. Gua-02 was also the cultivar with the smallest Diff N/production rate, inferior to 0.10. Ruby was the only cultivar with Diff N/bunch weight inferior to 0.05, followed by Gua-02. The other cultivars had Diff N/bunch weight higher than 0.20.

Difference with N-L- (Diff LN)

We noticed high differences between the potential and N-F-, with Diff LN/yield higher than 0,50. For every cultivar, Diff LN/ production rate, Diff LN/bunch weight and Diff LN/number were from 0,25 to 0,50. No clear differences appeared between the cultivars.

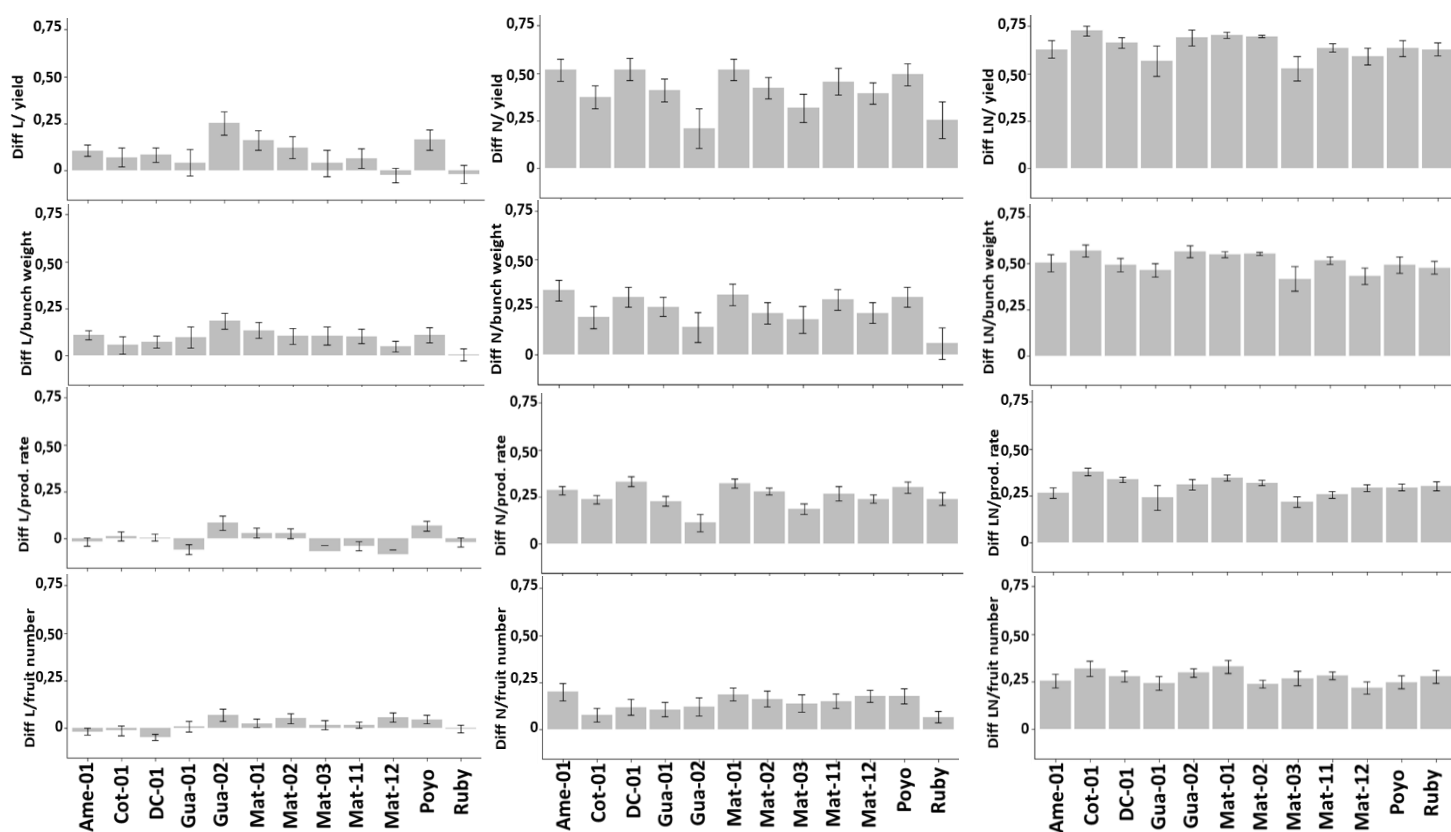


Figure 26 : Average relative differences with the potential (Diff L, Diff N and Diff LN) for yield (line 1), production rate (prod.rate) (line 2), bunch weight (line 3) and fruit number (line 4).

Discussion and conclusion

Our results showed that the highest yielded cultivars were not the same between the plots. Indeed, Ame-01 had the highest yield in N+L+, Mat-12 in N+L- and Gua-02 in N-L+. In N+L+ plot, Ame-01 had the heaviest bunch with the largest fruits that probably explained its higher yield. Concerning Mat-12 in N+L- plot, he exhibited average values for all yield components. Finally, in N-L+, Gua-02 had the higher production rate that explained that it had the highest yield in this plot.

However, DC-01 exhibited the smallest yield in every plot, with the lightest bunch and the smallest fruits despite of a high fruit number. This result differed with those of Cabrera Cabrera and Galán Saúco (2005) who found Dwarf Cavendish cultivars performed better than Giant type Cavendish as Grande Naine and Williams in the Canary Islands. Indeed, the Dwarf type cultivars are known as well performed cultivar in subtropical regions. DC-01 could be not adapted to tropical climate of French West Indies and could not express its potential in this environment.

One of the interesting points of our results is the best productivity of Ame-01, a Robusta type cultivar, in conventional-like crop system. Indeed, historically, Robusta type cultivars were abandoned for Giant type cultivar because of their smaller stature, and also their best yield. This observation was shared by some studies about Cavendish cultivars assessment, where the authors found that Giant cultivars, as Grande Naine and Williams, had more agronomical interest than Robusta cultivars, as Poyo, Valery and Americani (Robinson et al., 1993; Stover, 1982). In the light of our results, Ame-01 should be reconsidered for commercial banana production, notably in production area where the risks of falling were reduced with a good control of telluric parasitism.

In contrast with the difference of the highest yielded cultivars between the plots, we found that the morphological diversity between the cultivars was very stable between the four plots. Indeed, in every plot, Ame-01 and Poyo were the tallest and the less robust cultivars, DC-01 was the shortest and the more robust, whereas the rest of the cultivars had intermediate height and robustness. We found similar results with the difference of fruit number between the cultivars, as in every plot DC-01 had the highest fruit number and Poyo the fewest one. The findings of studies comparing Cavendish cultivars (e.g. Stover, 1988 and Robinson et al., 1993) were in line with our results as the size and robustness were the main taxonomy descriptors. In those studies, Poyo was also characterized by fewer hands and fruits, contrary to Dwarf and Giant type cultivars.

We measured the relative differences with the potential (Diff L, Diff N and Diff LN) to quantify the gap of the yield components between the stressed plots and the potential one. We noticed that Diff L was the smaller, with all the values inferior to 0.25, followed by Diff N, and finally Diff LN. For this last one, all the values were higher than 0.50 and some reached 0.75. The differences between Diff L, Diff

N and Diff LN were mostly visible for the yield, the bunch weight and the production rate than for the fruit number.

We can read our results studying the effect of severe deleafing and nitrogen shortage on banana growth and yield. Concerning severe deleafing, it reduces the photosynthetic leaf area and may decrease the biomass produced by foliage, and consequently reduce the yield. Indeed, severe deleafing may involve a decrease the carbohydrate allocated to the bunch, and thus the fruit diameter and the bunch weight (Engwali et al., 2013; Robinson et al., 1992). However, several authors found deleafing have consequences on the bunch weight only below a certain number of leaves at flowering, from 7 to 10 depending of the authors (Daniells et al., 1994; Robinson et al., 1992). To our knowledge, negative effects of severe deleafing on the fruit number have never been observed. Moreover, in response to deleafing, compensatory mechanisms were observed with the increase in the photosynthetic activity and in the bunch growth period (Daniells et al., 1994; Robinson et al., 1992; Turner et al., 2007).

Concerning the effect of nitrogen shortage, nitrogen is a major component of the chlorophyll and its shortage or its absence reduced the photosynthetic assimilation rate. The main consequences of fertilisation with low nitrogen amount or no nitrogen are few produced biomass and flowering delay. Consequently, some authors observed significant lighter bunch, less fruits per bunch and smaller yield with nitrogen shortage (Nyombi et al., 2010; Torres B. et al., 2014). Damour et al. (2012) interpreted the cycle duration increase, caused by the flowering delay, as compensatory effect for biomass accumulation.

To our knowledge, no study had compared the effect of severe deleafing with the effect nitrogen shortage on banana tree. Our results suggested that nitrogen shortage impacted more the banana yield than severe leafing. Moreover, as compensatory mechanisms in response to deleafing involved the increase of the photosynthetic activity and as nitrogen shortage reduced the assimilation rate, the high value of Diff LN suggested that those mechanisms could not be set up because of nitrogen shortage.

We found that the cultivars had not the same relative differences with the potential. Indeed, for Diff L, Ruby had a null Diff L for most variables (yield, bunch weight, production rate, fruit number) whereas Gua-02 had the higher values of Diff L. For Diff N, Gua-02 had the smaller values for most variables, followed by Ruby and Mat-03, whereas DC-01 exhibited the higher values. Finally, for Diff LN, Mat-03 had the smallest values. Those results are interesting, because they suggested difference in term of tolerance between the cultivars. Indeed, the tolerance to stress can be assessed as the yield stability despite the stress, and was mostly measured as the difference of the stressed conditions with the potential (Clarke et al., 1992; Tollenaar and Lee, 2002). Our experimental design did not allow to

measure the tolerance, as there was no replication of treatments, but the maintenance of yield and yield components between the plots by some cultivars (Ruby between N+L+ and N+L-; Gua-02 between N+L+ and N-L+) suggested those cultivars were tolerant to the stresses (respectively severe defoliation and nitrogen shortage).

Supplementary informations

	N+L-						N-L+						N-L-						
	Production	Bunch	Fruit		Fruit		Production	Bunch	Fruit		Fruit		Production	Bunch	Fruit		Fruit		
	rate	weight	number		Diameter		rate	weight	number		Diameter		rate	weight	number		Diameter		
	(year ⁻¹)	(kg)			(cm)		(year ⁻¹)	(kg)			(cm)		(year ⁻¹)	(kg)			(cm)		
Ame-01	2.03	46	247	bc	3.9	a	1.44	b	34	194	bc	3.6	a	1.48	26	181	ab	3.5	ab
Cot-01	2.00	43	266	ab	3.6	ab	1.55	ab	37	243	ab	3.5	a	1.26	20	179	ab	3.1	cd
DC-01	1.94	36	297	a	3.2	c	1.31	b	27	250	a	3.1	b	1.30	20	205	a	3.0	d
Gua-01	1.98	41	246	bc	3.7	ab	1.45	b	34	222	abc	3.5	a	1.45	24	189	ab	3.4	abc
Gua-02	1.85	38	231	cd	3.5	abc	1.75	a	40	218	abc	3.6	a	1.36	20	175	ab	3.2	bcd
Mat-01	1.88	41	258	bc	3.6	abc	1.31	b	32	216	abc	3.5	a	1.27	21	178	ab	3.3	abcd
Mat-02	1.98	43	242	bc	3.7	ab	1.47	b	38	214	abc	3.6	a	1.38	22	195	ab	3.3	abcd
Mat-03	2.05	43	251	bc	3.7	ab	1.56	ab	40	220	abc	3.7	a	1.51	28	187	ab	3.5	a
Mat-11	1.95	41	254	bc	3.6	abc	1.37	b	33	219	abc	3.5	a	1.40	22	186	ab	3.3	abcd
Mat-12	2.17	46	257	bc	3.7	ab	1.52	ab	38	224	abc	3.5	a	1.42	28	213	a	3.4	ab
Poyo	1.93	40	203	d	3.7	a	1.45	b	32	176	c	3.6	a	1.46	23	161	b	3.4	ab
Ruby	1.99	40	270	ab	3.3	bc	1.49	ab	38	251	a	3.4	a	1.36	21	195	ab	3.1	d
p-value	n.s.	n.s.	***		***		***	n.s.	***		***		n.s.	n.s.	**		***		

Table 12 : Average yield components (production rate, bunch weight, fruit number and fruit diameter) of the cultivar in N+L-, N-L+ and N-L-. ANOVA: n.s.: non-significant; **: <0.01; ***: <0.001. Different letters indicate that the average values are significantly different (Tukey test, $\alpha = 0.05$)

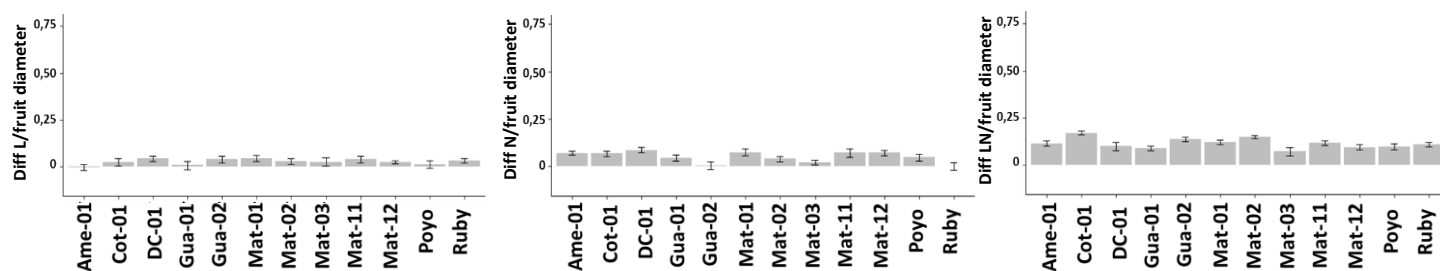


Figure 27 : Average relative differences with the potential (Diff L, Diff N and Diff LN) for fruit diameter

CHAPITRE 4 : Evaluation de la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et contrastées. Mesure de la qualité des fruits et des régimes

Evaluation de la performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales et contrastées. Mesure de la qualité des fruits et des régimes

Introduction

Les bananiers Cavendish sont principalement cultivés à destination du marché d'export. De ce fait, l'évaluation des cultivars de Cavendish doit prendre en compte des critères spécifiques à l'export des fruits, liés à l'esthétique des fruits et à la logistique. Les fruits commercialisés remplissent des critères de qualité exigeants par rapport à leur calibre (longueur et diamètre) et à leur aspect, qui sont standardisés. Le tri des fruits commercialisés s'effectue à la récolte, au moment du conditionnement en carton dans les hangars. Les fruits non commercialisables représentaient en 2015 entre 15 et 20% de la production de Martinique et de Guadeloupe (Nizar, 2015). Les fruits non commercialisables sont majoritairement des fruits tordus, blessés, en dessous des calibres de commercialisation ou détériorés par des ravageurs ou des maladies (par exemple : tripses, fumagine, anthracnose ou deightoniella).

Les bananes sont découpées en bouquets et conditionnées en cartons. Avoir des régimes facilitant ces étapes représente un gain de temps et une diminution des risques liés à une mauvaise manipulation des fruits. En effet, certains défauts diminuant la qualité des fruits, tels que les meurtrissures ou la pliure des pédoncules, sont provoqués par des erreurs de l'opérateur manipulant les fruits. Ainsi, les régimes dits « ouverts », avec des fruits écartés les uns des autres sont préférés aux régimes dits « fermés ». D'ailleurs, dans beaucoup de plantations industrielles, l'ablation précoce des mains du bas du régime est réalisée pour permettre d'obtenir des régimes avec des doigts plus écartés et pour favoriser la croissance des fruits restants (Daniells et al., 1994; Meyer, 1975).

Les caractéristiques des fruits et des régimes dépendent d'une part du cultivar et d'autre part des relations source-puits pendant la croissance du fruit. En effet, différentes études comparant des cultivars de Cavendish les uns aux autres ont observé des différences entre les cultivars concernant la longueur et le diamètre des fruits (Eckstein et al., 1998b; Galán Saúco et al., 1998b, 1995, 1991; Robinson et al., 1993), la quantité de fruits commercialisables (Hills et al., 1992) et la qualité des régimes vis-à-vis des critères du marché d'export (Robinson et al., 1993). Concernant les relations source-puits pendant la croissance des fruits, elles déterminent la longueur et le diamètre des fruits, ainsi que l'homogénéité en taille des fruits du régime (Jullien et al., 2001b, 2001a). Les sources peuvent être réduites par un effeuillage sévère et par des ressources azotées limitées.

Précédemment, le rendement de 12 cultivars du groupe Cavendish a été évalué dans des conditions de culture non limitantes ainsi que dans trois conditions de culture suboptimales. Cette évaluation avait permis d'identifier des cultivars plus performants dans chacune des conditions de culture.

Néanmoins, cette évaluation n'avait pas pris en compte la qualité des régimes, qui est pourtant un critère essentiel pour évaluer la performance agronomique des bananiers Cavendish. De plus, nous avons observé des diamètres de fruit plus petits dans les conditions suboptimales, ce qui suggère que la qualité des fruits pourrait être diminuée dans ces conditions de culture.

L'objectif de ce chapitre est de compléter les résultats présentés dans le Chapitre 3 sur l'évaluation des rendements des cultivars, en évaluant et en comparant la qualité des fruits de 12 cultivars de Cavendish dans différentes conditions de culture : (i) en condition non limitante, (ii) avec un effeuillage sévère, (iii) avec des ressources azotées limitées et (iv) avec un effeuillage sévère et des ressources azotées limitées.

Matériel et méthode

Dispositif expérimental de l'essai de Bois-Debout

L'essai a été conduit à Capesterre-Belle-Eau (Guadeloupe, France) dans la plantation de Bois-Debout (16°01'43"N, 61°35'48" W, 2600 mm de précipitation annuelle moyenne, 26°C de température moyenne). L'essai de Bois-Debout est composé de 4 parcelles élémentaires, avec des ITK contrastés par la sévérité de l'effeuillage et par la disponibilité en azote. Le dispositif expérimental de l'essai de Bois-Debout est détaillé dans le Chapitre 3 et présenté dans la Figure 22.

Sur chaque parcelle élémentaire, 15 individus par cultivar ont été plantés en randomisation totale, avec un écart de plantation de 3m x 3m, et une ligne de bordure non mesurée. Les cultivars étudiés sont issus du catalogue Vitropic, et présentés dans le Tableau 13.

Cavendish type	Cultivars	Nombre de fruits	Rendement en N+L+ (kg/an)	Rendement en N+L- (kg/an)	Rendement en N-L+ (kg/an)	Rendement en N-L- (kg/an)
Robusta	Poyo	213	94	80	48	36
	Ame-01	243	104	93	55	40
Giant	Cot-01	263	93	87	61	26
	Gua-01	249	85	86	50	39
	Gua-02	248	92	74	77	30
	Mat-01	265	92	77	45	29
	Mat-02	255	96	87	57	30
	Mat-03	256	92	87	64	48
	Mat-11	259	86	81	47	33
	Mat-12	272	102	101	60	43
	Ruby	270	81	81	59	31
Dwarf	DC-01	283	76	70	37	25

Tableau 13 : Description des cultivars de l'essai. Le nombre de fruits a été mesuré dans la parcelle N+L+.

Critères de qualité des fruits

La qualité des fruits dépend de critères liés au marché de l'export (i) par rapport aux exigences esthétiques des fruits et (ii) des contraintes logistiques liées au conditionnement en carton. Pour choisir les critères de qualité que nous avons étudiés, nous avons utilisé le Référentiel Qualité Produit Banane de la filière banane de Guadeloupe et de Martinique datant de 2017 (document interne), qui répertorie tous les défauts de qualité des fruits et présente le cahier des charges pour l'export des fruits.

Tout d'abord, les fruits sont triés selon leur dimension. Les fruits commercialisés doivent faire plus de 15 cm de longs et 3.2 cm de diamètre, avec néanmoins une tolérance à 3 cm s'il y a une forte pression de la cercosporiose. Au-delà de ces valeurs, la dimension des fruits détermine la catégorie dans laquelle ils sont commercialisés.

Il existe de nombreux défauts sur les fruits qui sont rédhibitoires à sa commercialisation. Certains de ces défauts sont dus à des ravageurs ou à des erreurs de manipulation (blessure, coup de couteau). Nous ne nous intéressons pas à ces défauts ici, mais uniquement aux défauts liés à la déformation des fruits.

Parmi les déformations des fruits, les principaux défauts sont les fruits tordus, appelés « doigts fous », les fruits qui ne se sont pas remplis, appelés « doigts maigres », les fruits soudés ensemble, appelés les « jumeaux » et les fruits dont les arêtes sont fortement marquées (Figure 28).

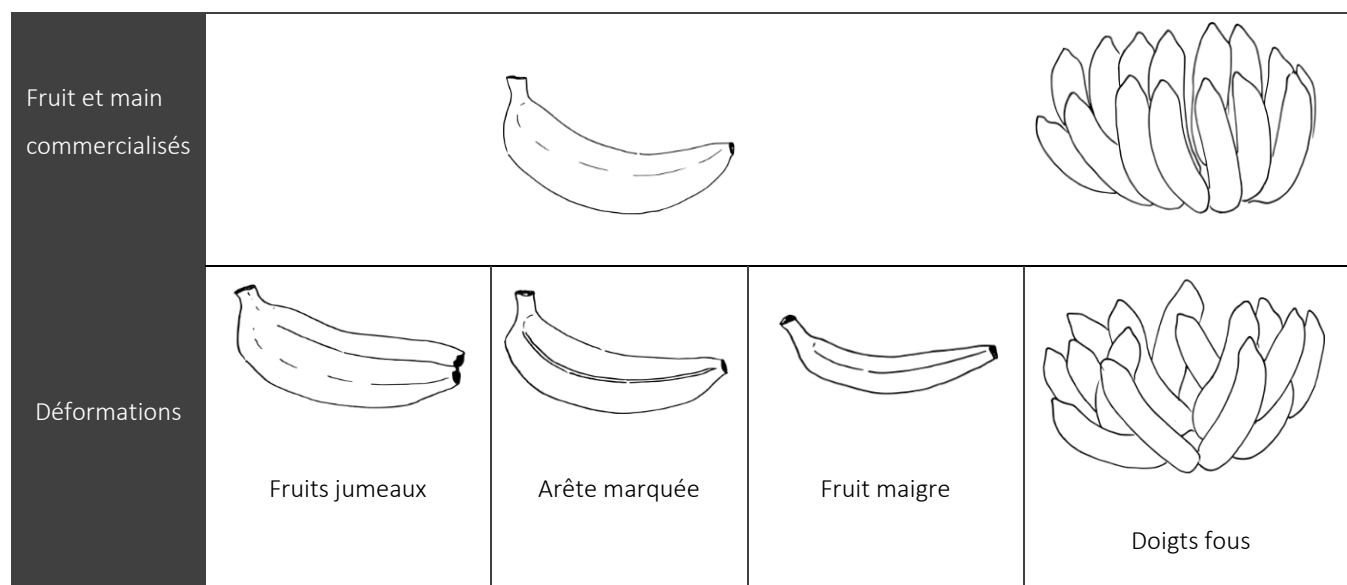


Figure 28 : Principales déformations des fruits les rendant non commercialisables

Ensuite, nous nous sommes intéressés à des critères logistiques liés à la découpe des fruits au hangar et à la mise en carton. La compacité du régime impacte la facilité de découpe des fruits : un régime ouvert facilitera le retrait des mains sur la hampe ainsi que la découpe des mains en bouquets de fruits

par rapport à un régime compact. La courbure du fruit peut impacter son conditionnement en cartons : des fruits trop courbés seraient plus difficiles à encartonner.

De plus la compacité des régimes et la courbure des fruits peuvent aussi favoriser les défauts liés au grattage des fruits. En effet, avec un régime compact et des fruits courbés, les apex des fruits sont plus en contact avec les fruits des mains supérieures et peuvent provoquer des blessures. Il faut néanmoins préciser que la compacité des régimes et la courbure des fruits sont des critères mineurs par rapport aux critères de rendement et de qualité des fruits.

Mesures

Toutes les mesures ont été faites au second cycle de culture.

Les mesures sont réalisées au moment de la récolte. Les régimes sont récoltés selon la règle de décision utilisée par les planteurs en Guadeloupe et en Martinique : à 900 degrés-jours après la sortie du régime +/- 90 degrés jours selon le moment où les fruits de la dernière main mesurent 3.2cm de diamètre.

Des mesures pomologiques sont réalisées sur la 3^{ème} main, considérée comme main de référence, et sur la dernière main. Sur la 3^{ème} main, sur deux fruits (un de la rangée extérieure et un de la rangée intérieure), nous avons mesuré la longueur et le diamètre des fruits. Les mêmes mesures sont réalisées sur un fruit de la rangée intérieure de la dernière main.

Pour évaluer la courbure des fruits, la droite entre l'apex et le pédoncule a été mesurée sur deux fruits de la 3^{ème} main. La courbure est calculée comme le rapport entre la droite rejoignant l'apex au pédoncule du fruit et la longueur du fruit.

Pour mesurer la qualité des fruits, nous avons compté le nombre de fruits déformés (doigts fous, doigts maigres, arêtes marquées et jumeaux) sur chaque régime. Lorsque le nombre de fruits ayant un même défaut excède 10, la quantité de fruits déformés est exprimée en % de fruits sur le régime.

Enfin, la compacité des régimes a été évaluée grâce à une note qualitative de 1 à 3, en s'inspirant des descripteurs et barèmes utilisés pour caractériser les espèces du genre *Musa* (International Plant Genetic Resources Institute, 1996)(Figure 29) : 1, très ouvert (on peut sans difficulté glisser la main entre les fruits) ; 2, ouvert (on peut glisser un doigt mais pas la main entre les fruits) ; 3, compact (on ne peut pas glisser un doigt entre les fruits).

Traitement statistique

Toutes les analyses statistiques ont été faites avec le logiciel R (version 3.5.3)(R Core Team, 2018). Pour chaque parcelle, l'effet des cultivars sur la longueur, le diamètre et la courbure des fruits a été testé avec une ANOVA ($\alpha=0.05$).

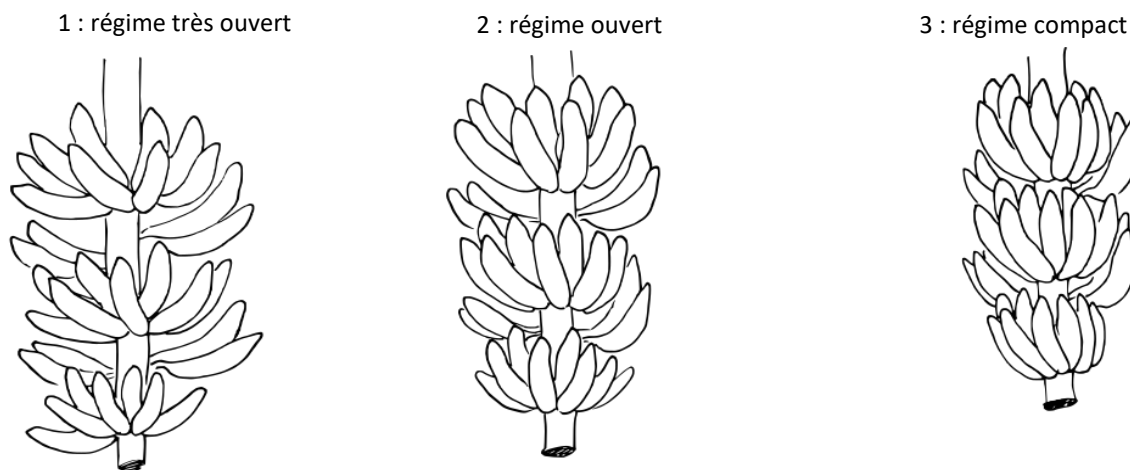


Figure 29 : Représentation d'un régime très ouvert (1), ouvert (2) et compact (3)

Résultats

Description de la pomologie des fruits

La longueur et le diamètre des fruits de la 3^{ème} et de la dernière main ont été mesurés sur chaque bananier de l'essai au moment de la récolte.

Concernant les mesures réalisées sur la 3^{ème} main, considérée comme une main de référence, la Figure 30 représente les valeurs moyennes obtenues par les cultivars dans chaque parcelle. Les ANOVA montrent qu'il existe des différences hautement significatives ($p\text{-value} < 0.001$) de diamètre et de longueur entre les variétés dans chaque parcelle. On observe que Ame-01 a les fruits avec les diamètres et les longueurs les plus élevés ou parmi les plus élevés dans chaque parcelle, à l'inverse de DC-01 dont les fruits ont les longueurs et les diamètres les plus faibles dans toutes les parcelles.

On observe que la taille des fruits n'est pas la même entre les parcelles, avec des longueurs et des diamètres variant selon l'ordre décroissant suivant : N+L+, N+L-, N-L+ et N-L-. Néanmoins, les variations de longueur et de diamètre des fruits entre les cultivars ne sont pas les mêmes, et certains cultivars présentent une meilleure stabilité entre les parcelles. En effet, Ame-01, Ruby, Cot-01, Mat-01 ont des longueurs moyennes des fruits similaires voire identiques entre N+L+ et N+L-. Entre ces deux parcelles, Ame-01 et Gua-01 conservent des diamètres des fruits similaires. Autrement, Gua-01, Mat-02 et Mat-03 ont des fruits aussi longs en N+L- qu'en N-L+, alors que tous les autres cultivars ont des fruits plus courts en N-L+. Enfin, Ruby, Mat-03 et Gua-02 ont des diamètres plus élevés en N-L+ qu'en N+L-, à l'opposé de tous les autres cultivars.

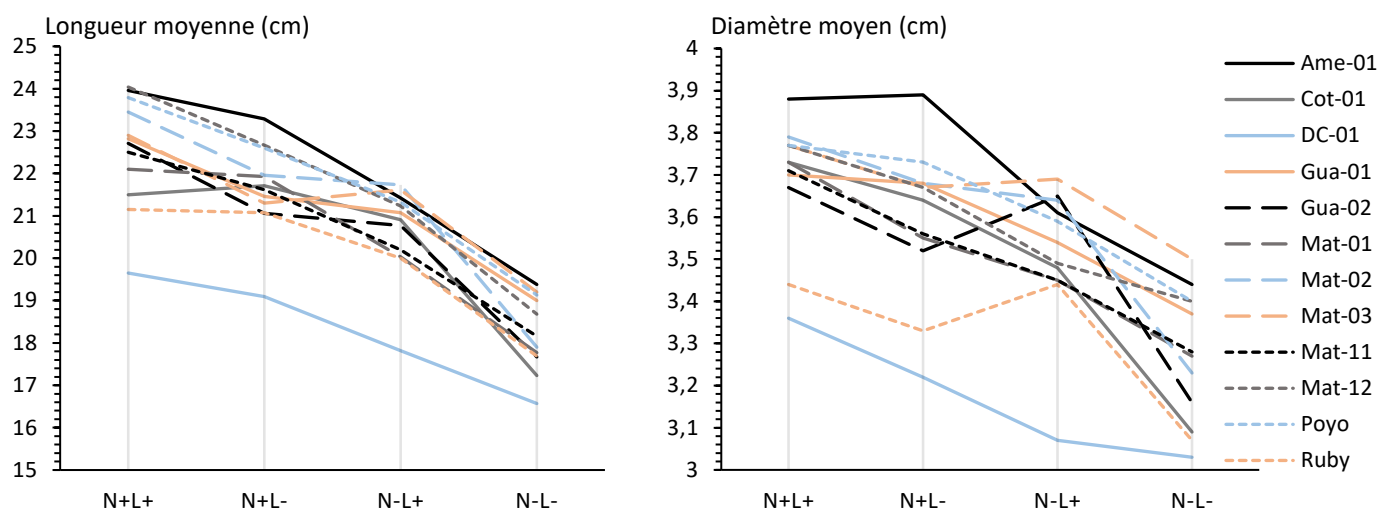


Figure 30 : Longueur moyenne et diamètre moyen des fruits de la 3^{ème} main de chaque cultivar et dans les 4 parcelles élémentaires.

Concernant les mesures réalisées sur la dernière main, les longueurs et les diamètres moyens sont représentés à la Figure 31. Les ANOVA montrent qu'il existe des différences significatives (p -value < 0.01) de diamètre et de longueur entre les variétés dans chaque parcelle. Similairement aux résultats obtenus pour les dimensions des fruits de la 3^{ème} main, on observe que Ame-01 a les fruits avec les longueurs et les diamètres les plus élevés ou parmi les plus élevés dans chaque parcelle, à l'inverse de DC-01 qui les plus petits fruits en dernière main. On observe également que Ruby, possède un diamètre moyen inférieur à la plupart des autres cultivars en N+L+ et N+L-.

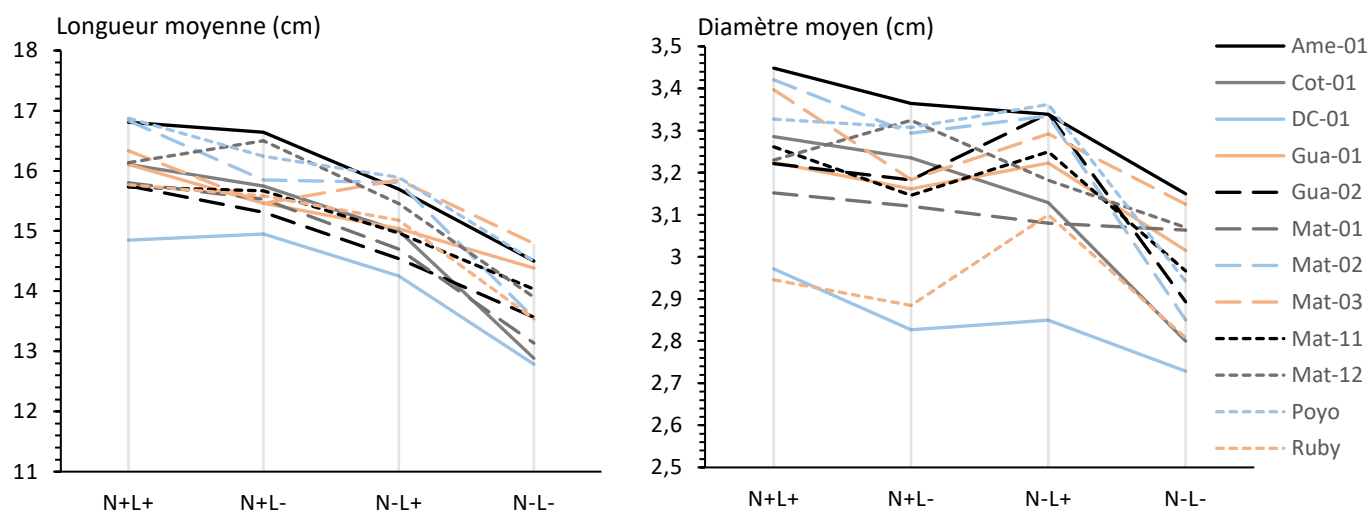


Figure 31 : Longueur moyenne et diamètre moyen des fruits de la dernière main de chaque cultivar et dans les 4 parcelles élémentaires.

On observe une variation des longueurs et des diamètres des fruits de la dernière main entre les parcelles, avec la même hiérarchie de valeurs entre les parcelles : $N+L+ > N+L- > N-L+ > N-L-$. Pour les diamètres, on peut noter un écart très important entre les valeurs obtenues en N-L- (2.9 cm de moyenne) et celles obtenues dans les autres parcelles (3.2 cm de moyenne dans chaque parcelle). Cela montre que les bananiers des parcelles N+L+, N+L-, N-L+ ont bien été récoltés au diamètre commercial

et dans le délai de récolte permettant l'export des fruits (900 degrés-jours +/- 90 degrés jours), contrairement à N-L-, où la plupart des bananiers n'avaient pas atteint le diamètre commercial dans le délai de récolte.

Mesure des défauts sur les fruits

Pour évaluer la qualité des fruits, nous avons d'abord identifié les principaux défauts observés, que nous avons ensuite quantifiés pour chaque cultivar et chaque parcelle.

Les « doigts fous » constituent le principal défaut observé sur les régimes, représentant entre 4% et 30% des fruits par régime. Les doigts maigres, les doigts doubles et les arêtes marquées représentent moins de 10 fruits par régime, pour tous les cultivars et toutes les parcelles.

La Figure 32 représente la proportion de doigts fous des régimes par cultivar et par parcelle. D'abord, on observe qu'il y a des différences entre les cultivars, avec certains présentant moins de doigts fous que d'autres, quelle que soit la parcelle. Ainsi Poyo et Mat-03 ont moins de 5% de doigts fous dans toutes les parcelles, avec des valeurs stables entre les parcelles. Ensuite, concernant les autres cultivars, on observe une tendance générale à avoir plus de doigts fous en N-L+ et/ou en N-L- par rapport aux autres parcelles. Ainsi Ame-01, Ruby, Cot-01 présentent bien plus de doigts fous en N-L-. Mat-11, Gua-02, DC-01 ont plus de doigts fous en N-L+ et N-L- que dans les parcelles N+. Enfin, DC-01 est le cultivar avec le plus de doigts fous dans la plupart des parcelles, et des valeurs bien plus élevées que les autres cultivars : 16% en N-L+ alors que la moyenne générale est à 7% ; 32% en N-L- alors que la moyenne générale est à 10%.

Doigts fous par régime (%)

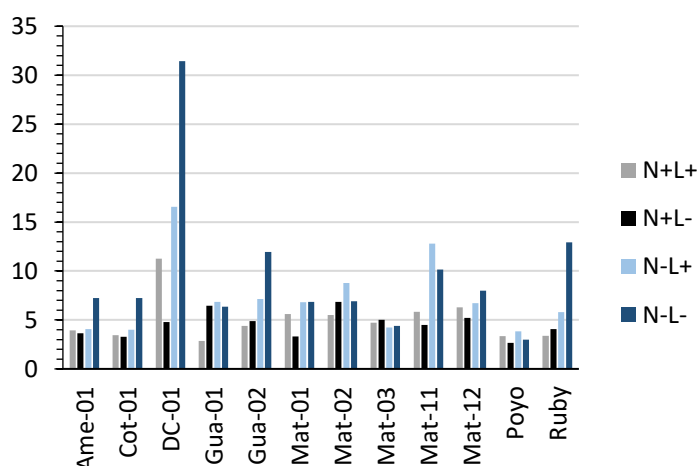


Figure 32 : Proportion de doigts fous par régime (%) des 12 cultivars dans les 4 parcelles expérimentales

Qualité du régime

La qualité des régimes a été estimée en calculant la courbure des fruits de la 3^{ème} main et en évaluant leur compacité avec une note qualitative.

Concernant la courbure des fruits, pour chaque parcelle, une ANOVA a été réalisée afin de mesurer l'effet des cultivars sur la valeur de la courbure des fruits. Pour chaque parcelle, l'ANOVA est non significative ($p\text{-value} < 0.05$), montrant qu'il n'y a pas de différence significative de courbure des fruits entre les cultivars. La Figure 33 représente les courbures des fruits mesurées dans chaque parcelle, et montre qu'il n'y a pas de différence entre les 4 parcelles.

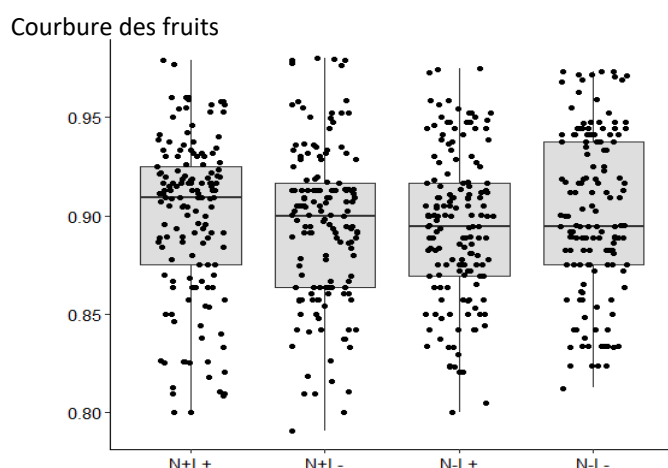


Figure 33 : Courbures des fruits dans chaque parcelle élémentaire.

La compacité des régimes a été évaluée avec une note de 1 (très ouvert) à 3 (compact). La Figure 34 montre, pour chaque cultivar, les notes obtenues dans chaque parcelle. Déjà, on observe une tendance globale à avoir des fréquences de 1 et 2 (régime très ouvert, régime ouvert) plus grandes dans les parcelles N- que dans les parcelles N+. Ce résultat est certainement dû à un plus faible nombre de fruits par régime dans les parcelles N-, permettant aux fruits d'avoir plus d'espace entre eux, et donc d'avoir des régimes plus ouverts.

Ensuite, on observe des différences entre les cultivars. Déjà, Mat-12, Poyo, Mat-11 et Mat-03 sont les cultivars avec les fréquences de 1 les plus élevées, indiquant une plus grande proportion de régimes très ouverts. A l'inverse, DC-01 est le cultivar avec les fréquences de 3 les plus élevées (entre 0.4 et 0.85) indiquant une grande proportion de régimes compacts. A part DC-01, pour tous les cultivars il y a une majorité de régimes notés 2, c'est-à-dire ouverts.

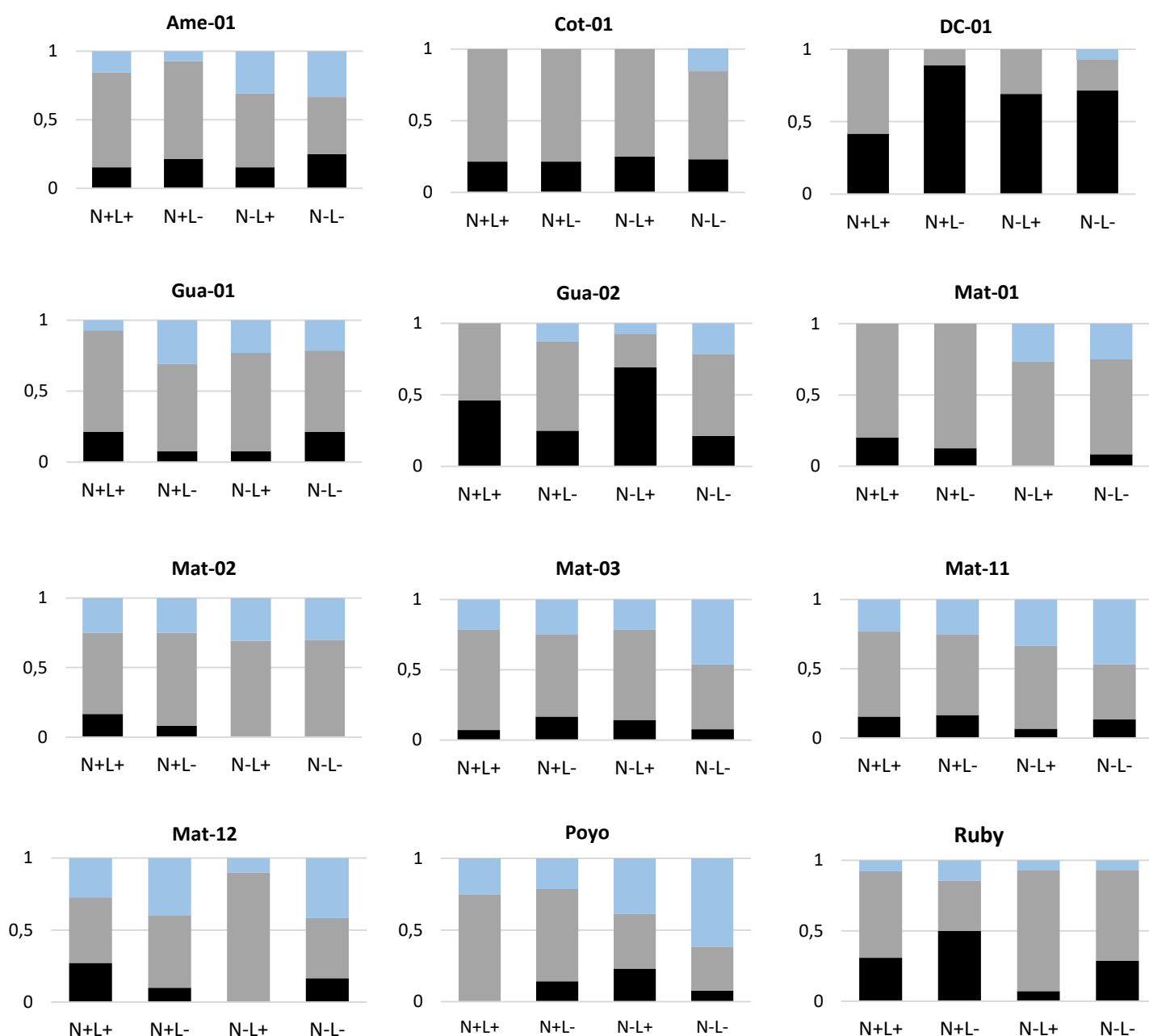


Figure 34 : Fréquences des notes de compacité des régimes en fonction des cultivars dans les différences parcelles. Les couleurs représentent les différentes notes : 1=bleu ; 2=gris ; 3=noir

Discussion et conclusion

Les résultats de ce chapitre sont discutés ici afin de compléter les résultats et conclusions du chapitre précédent, qui portait sur l'évaluation et la comparaison du rendement et des composantes du rendement des cultivars dans les différentes parcelles élémentaires.

Différences entre les cultivars

Nos résultats ont mis en évidence des différences concernant la taille des fruits, la qualité des fruits et la qualité des régimes entre les cultivars. Déjà, DC-01 se démarque des autres cultivars par des

régimes et des fruits de moins bonne qualité par rapport aux autres cultivars. DC-01 a des fruits significativement plus petits, avec un plus petit diamètre, une proportion importante de doigts fous par rapport aux autres cultivars et un régime compact. De plus, les fruits de DC-01 ont un aspect particulier avec un apex en goulot prononcé et des arêtes marquées, qui semblent caractéristiques de ce cultivar (Voir les planches photos en Annexes). En effet, plusieurs articles ou rapports scientifiques mentionnent que les cultivars de type Dwarf ont des régimes qui ne répondent pas aux critères esthétiques d'export (Galán Saúco et al., 1995; Robinson et al., 1993).

Ensuite, Ame-01 se démarque par des fruits plus longs et avec un diamètre plus élevé que les autres cultivars, dans toutes les parcelles. Possédant moins de 5% de doigts fous dans la plupart des parcelles et des régimes plutôt ouverts, Ame-01 a donc des régimes et des fruits de qualité et intéressants pour des marchés recherchant des bananes de grandes dimensions. Poyo et Mat-03 présentent également une bonne qualité des fruits et des régimes, avec une faible proportion de doigts fous, des fruits ayant une longueur et un diamètre élevés, et des régimes plutôt ouverts.

Enfin, on observe que Gua-02, Ruby et Mat-03 sont les cultivars avec les longueurs et les diamètres des fruits les plus stables entre les différentes parcelles.

Ces résultats appuient nos précédentes observations et conclusions concernant la comparaison des cultivars sur leur rendement dans différentes conditions de culture. Premièrement, nous avons observé que DC-01 avait les moins bons rendements, avec les plus petits poids des régimes dans chaque condition de culture, et nous avons supposé que DC-01 n'était pas un cultivar adapté à la culture dans des régions tropicales, comme la Guadeloupe. Nos résultats sur la qualité des fruits et des régimes appuient cette hypothèse.

Deuxièmement, nous avons observé que Ame-01 avait un meilleur rendement dans des conditions de culture non limitantes et conclu que ce cultivar était prometteur et devait être reconsidéré pour les plantations industrielles. Nos résultats sur la qualité des fruits vont dans le même sens que cette conclusion, puisqu'en plus de produire en « quantité », Ame-01 produit donc en « qualité ».

Troisièmement, nous avons observé, d'une part, que Ruby présentait très peu de différences de rendement entre des conditions de culture non limitantes et un effeuillage sévère, et d'autre part, que Gua-02 présentait très peu de différences de rendement entre des conditions de culture non limitantes et des ressources azotées limitées, à l'inverse du reste des cultivars qui avaient des rendements plus faibles avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées. Nos résultats sur la qualité des fruits montrent effectivement que les dimensions des fruits de Ruby et de Gua-02 sont plus stables que celles des autres cultivars, et appuient donc nos précédentes observations.

Différences entre les parcelles

Nos résultats montrent que la taille des fruits, la qualité des fruits et des régimes sont différentes entre les parcelles. La longueur et le diamètre des fruits sont les paramètres variant le plus entre les parcelles, avec les longueurs et les diamètres des fruits les plus élevés en N+L+, puis en N+L-, en N-L+ et enfin en N-L-. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus en mesurant le rendement dans les quatre parcelles : les rendements étaient meilleurs en N+L+, qu'en N+L-, qu'en N-L+ et finalement en N-L-. Nous avons considéré que cette hiérarchie était liée aux différents niveaux de force source dans les parcelles, dus à l'effeuillage sévère et/ou aux ressources azotées limitées. Ainsi, la différence de longueur et de diamètre des fruits entre les parcelles est due à des différences de source, avec moins de carbohydrates disponibles pour le régime dans les 3 parcelles aux conditions suboptimales.

Autrement, nous avons observé chez certains cultivars une plus grande proportion de doigts fous dans les parcelles N-. Ce résultat est le plus visible sur DC-01, Gua-02, Ruby et Mat-11. Cela suggère que la proportion de fruits déformés serait également influencée par les pratiques culturales. A notre connaissance, il n'y a pas d'autres études sur banane ayant observé la quantité de fruits déformés dans différents systèmes de culture, et il n'est donc pas possible de comparer nos résultats. Néanmoins, sur d'autres espèces, comme par exemple les mûres (Fernandez-Salvador et al., 2015) et les tomates (Duuml et al., 2011; Guertal and Kemble, 1998) , des études ont mesuré la proportion de fruits non commercialisables en fonction de différents type d'engrais et/ou de la quantité d'azote apportée et n'ont trouvé aucune influence de la fertilisation sur la proportion de produits non commercialisables.

Une hypothèse que je propose pour expliquer ce résultat est qu'en N-, le plus grand nombre de fruits tordus pourrait être expliqué par des pédoncules des fruits plus courts, provoquant le développement des fruits de manière non alignée avec le reste du régime. En effet, nous avons observé lors de nos mesures sur les fruits, que les pédoncules des fruits étaient plus petits dans les parcelles N- que dans les parcelles N+. En conditions de ressources azotées limitées, une quantité plus faible de biomasse est produite par rapport à des conditions où la fertilisation azotée n'est pas limitante, ce qui pourrait induire des pédoncules plus courts. Malheureusement, nous n'avons pas de mesures chiffrées permettant de quantifier cette observation, ni de valider cette hypothèse.

DISCUSSION GÉNÉRALE

I- Synthèse des résultats et discussion

A- Comparaison des résultats obtenus sur l'essai de Neufchâteau avec les résultats obtenus sur l'essai de Bois-Debout.

1) Synthèse des résultats de Neufchâteau : hypothèse sur la performance des cultivars

Nous avons émis dans les Chapitre 1 et 2 des hypothèses concernant la performance agronomique des cultivars dans différents itinéraires techniques : non-limitant, avec effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées. Ces hypothèses sont résumées dans le Tableau 14.

Cultivars	Performance dans des conditions non limitantes	Performance avec effeuillage sévère	Performance avec ressources N limitées
Ame-01	-	++	- -
Cot-01	+	-	-
DC-01	+++	- -	+
Gua-01	+	-	+
Gua-02	+	-	-
Mat-01	+	-	-
Mat-02	-	-	- -
Mat-03	-	++	-
Mat-11	+	-	+
Mat-12	++	+	-
Poyo	- -	++	- -
Ruby	++	- -	-

Tableau 14 : Hypothèses sur la performance des cultivars dans des conditions non limitantes, avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées. Les + et les – ont pour but de hiérarchiser les cultivars les uns par rapport aux autres dans chaque condition de culture.

2) Synthèse des résultats de Bois-Debout

Les résultats de Bois-Debout nous ont permis d'évaluer la performance agronomique des cultivars dans différentes conditions de culture, en mesurant des critères de conduite au champ, des composantes du rendement et des critères de qualité des fruits et des régimes par rapport aux contraintes de l'export.

Nos résultats ont montré que la valeur de certaines variables était très stable entre les itinéraires soit par leur valeur (même valeur dans les quatre parcelles : robustesse, courbure des fruits), soit par l'ordre des valeurs entre les cultivars (valeur différente entre les parcelles mais l'ordre entre les cultivars établis en comparant les moyennes est identique dans chaque parcelle : hauteur, défauts sur les fruits). Ces variables correspondent principalement à des critères de conduite au champ et à des critères de qualité des fruits et des régimes. A l'inverse, nous avons observé que les valeurs des composantes du rendement (incluant les mesures pomologiques des fruits), d'une part, n'étaient pas les mêmes entre les parcelles et, d'autre part, que leur ordre entre les cultivars n'était pas le même entre les parcelles.

Ainsi, nous nous intéressons particulièrement aux valeurs de rendement et des composantes du rendement pour comparer la performance agronomique des cultivars dans les différentes parcelles.

Nous avons pris en compte deux paramètres pour évaluer la performance agronomique d'un cultivar dans chaque parcelle, résumé dans le Tableau 15. Le premier est sa performance agronomique dans la parcelle par rapport aux autres cultivars, en comparant son rendement et ses composantes par rapport aux autres cultivars de la parcelle. Le deuxième est la stabilité de sa performance agronomique, en comparant son rendement et ses composantes dans la parcelle par rapport à son potentiel. Compte tenu des faibles valeurs obtenues en N-L- (effeuillage sévère + ressources azotées limitées) par rapport au potentiel, nous n'avons pas pris en compte cette parcelle dans l'évaluation de la performance agronomique.

Cultivars	Performance dans N+L+	Performance dans N+L-		Performance dans N-L+	
	<i>Comparaison entre les cultivars</i>	<i>Comparaison entre les cultivars</i>	<i>Stabilité par rapport à N+L+</i>	<i>Comparaison entre les cultivars</i>	<i>Stabilité par rapport à N+L+</i>
Ame-01	++	++	+	+	- -
Cot-01	+	+	+	+	-
DC-01	-	-	+	-	- -
Gua-01	+	+	+	++	-
Gua-02	+	+	-	+	+
Mat-01	+	+	+	+	- -
Mat-02	+	+	+	+	-
Mat-03	+	+	+	+	-
Mat-11	+	+	+	+	-
Mat-12	++	++	++	+	-
Poyo	+	+	+	+	-
Ruby	-	+	++	+	+

Tableau 15 : Performance agronomique des cultivars dans chaque parcelle. Les valeurs moyennes obtenues en N+L+ sont considérées comme le potentiel des cultivars. Concernant la comparaison entre les cultivars, les symboles ++,+, - ont été donnés d'après les résultats des tests de Tukey. Concernant la stabilité par rapport à N+L+, les symboles ont été donnés d'après les valeurs des différences avec le potentiel de rendement (Diff/yield) présentés en chapitre 3 : ++ : <0.05 ; + : [0.05 ; 0.20[; - : [0.20 ; 0.50[; ++ : >0.50.

3) Validation/ rejet des traits pour prédire la performance agronomique avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées

Nous comparons les hypothèses émises d'après les traits mesurés à Neufchâteau avec les résultats obtenus à Bois-Debout. On observe que les hypothèses ne correspondent pas aux performances agronomiques mesurées à Bois-Debout dans les différentes parcelles. En effet, les cultivars avec un grand rapport TELA/NF ne sont pas les plus performants en N+L-, et il ne semble pas y avoir de lien entre le rapport TELA/NF et la performance agronomique en N+L-. De même, les cultivars avec un faible RGR et un haut rapport R:S ne sont pas les plus performants en N-L+. Nous ne pouvons donc pas valider les traits mesurés comme des prédicteurs de la performance des cultivars avec un effeuillage sévère ou avec des ressources azotées limitées.

La principale explication de ces résultats est qu'il y a eu des mécanismes de compensation en réponse à un effeuillage sévère ou à des ressources azotées limitées, que nous n'avons pas mesuré. Ces mécanismes de compensation ont précédemment été détaillés dans la revue bibliographique (§II-C) et dans la discussion du Chapitre 3.

De plus, la valeur des traits peut évoluer en réponse à un changement d'environnement ou à un stress, ce qui est défini comme la plasticité (Grime et al., 1986). Il aurait été pertinent de prendre en compte la plasticité des traits comme le RGR, le rapport R:S et les traits racinaires.

En effet, chez plusieurs espèces, une diminution du RGR a été observée en réponse à une diminution des ressources hydriques ou azotées, associée à des mécanismes de tolérance (Elberse et al., 2003; Simane et al., 1993; Useche and Shipley, 2010). De plus, en réponse à une diminution des ressources azotées, les plantes alloueraient plus de biomasse à leur système racinaire pour augmenter l'acquisition de la ressource et augmenteraient ainsi leur rapport R:S (Bonifas et al., 2005; Ruggiero and Angelino, 2007). En effet, plusieurs études ont montré l'importance de la plasticité du système racinaire dans la tolérance à des faibles ressources minérales et hydriques, sur des espèces sauvages (Couso and Fernández, 2012; Fort et al., 2015) ainsi que sur des espèces cultivées (Becker et al., 2016; Hazman and Brown, 2018; Lynch, 2019; Ogawa et al., 2014; Pires et al., 2020). Ces études montrent que la tolérance à des faibles ressources minérales et hydriques est associée à une augmentation de la biomasse racinaire, des ramifications et des longueurs de racine.

Ces résultats n'ont donc pas permis de valider le rapport TELA/NF comme un prédicteur de la performance avec un effeuillage sévère, malgré les résultats obtenus à Neufchâteau. En effet, dans le Chapitre 2 nous avons observé une bonne corrélation entre le rapport TELA/NF et le poids du fruit lors d'une diminution de la force source pendant la croissance des fruits. De plus, en réponse à une variation de la force source entre le premier et le second cycle, nous avons observé que Poyo, le cultivar avec le plus grand rapport TELA/NF, présentait la plus petite variation de poids du régime, à l'inverse de DC-01, qui avec un rapport TELA/NF faible, présentait la plus grande diminution de poids du régime. Ces résultats nous avaient amené à supposer que le rapport TELA/NF était positivement corrélé avec la tolérance à une diminution de la force source, ce qui n'a pas été validé en mesurant la performance agronomique des cultivars avec un effeuillage sévère.

Ce résultat peut être expliqué par la différence de nature, d'intensité et de durée de la diminution de la source entre le second cycle de Neufchâteau et la parcelle N+L- de Bois-Debout. En effet, dans le premier cas, la diminution de la source était due à une variation saisonnière du Rg et à un effeuillage sévère en réponse à une forte pression de la cercosporiose. Cette diminution de l'offre a eu lieu uniquement au moment du remplissage. Dans le deuxième cas, la diminution de l'offre était due à un effeuillage sévère tout au long du cycle, avec l'objectif de maintenir des conditions limitantes

constantes. Ainsi, le lien entre le rapport TELA/NF et la performance agronomique avec une diminution de la source dépend peut-être de l'intensité du stress. Pour vérifier cette hypothèse, il aurait fallu mesurer la performance agronomique de cultivars avec des rapports TELA/NF différents sur un gradient de source, pouvant être créé par un gradient d'intensité lumineuse ou de sévérité de l'effeuillage.

B- Diversité et similitude au sein du groupe Cavendish

Les essais ont apporté de nouvelles informations sur les cultivars de Cavendish, notamment sur leurs différences écophysiologiques.

D'abord, nous avons observé que les cultivars n'avaient pas les mêmes relations source-puits, avec des différences en termes de surface foliaire émise, de nombre de fruits et de schéma d'allocation de la biomasse. En effet, nous avons observé des différences entre les cultivars concernant la dimension des parties du bananiers (surface foliaire, volume de pseudotrunc, taille du rejet), le rapport entre la biomasse allouée au régime et au rejet et le rapport R:S, montrant des différences dans la répartition de la biomasse totale du bananier.

Concernant l'architecture du système racinaire, nous n'avons pas observé de différence entre les cultivars. Comme cela a été dit plus haut, le système racinaire est très plastique et notre dispositif, dans des conditions non limitantes, n'a pas permis d'étudier plus finement l'architecture racinaire. Pour rejeter complètement l'hypothèse de différence d'architecture racinaire entre les cultivars, il faudrait comparer les cultivars dans d'autres conditions de culture.

Ensuite, nous avons observé que le déterminisme du poids du régime par les relations source-puits n'étaient pas les mêmes entre les cultivars. En effet, même si les mécanismes impliqués sont les mêmes (nombre de fruits déterminée par ALA_{fi} ; poids des fruits déterminés par la biomasse allouée au régime et répartie entre les fruits), la nature de ces relations n'est pas la même entre les cultivars. Ainsi, certains cultivars ont un rapport NF/ALA_{fi} plus grand et produisent plus de fruits (DC-01, Ruby et Mat-12) alors que d'autres cultivars ont un rapport NF/ALA_{fi} plus petit et produisent moins de fruits (Poyo). Les cultivars avec un rapport NF/ALA_{fi} plus grands auront tendance à avoir des fruits plus petits lors d'une diminution de la force source.

Enfin, alors que les cultivars du groupe Cavendish n'avaient été comparés que dans des conditions de culture non limitantes, nous avons montré qu'ils n'avaient pas la même performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales.

Néanmoins, nos résultats ont montré de grandes similitudes entre les cultivars du groupe Cavendish. En effet, pour la plupart des variables mesurées, nous avons observé que les cultivars avec

la plus petite et la plus grande valeur étaient significativement différents, mais que les autres s'organisaient selon un continuum avec moins de différences entre chaque cultivar.

Cette observation peut s'expliquer en considérant le processus de multiplication et de différenciation des cultivars dans le groupe Cavendish. Rappelons que les cultivars du groupe Cavendish sont génétiquement indistinguables et ne se multiplient que par reproduction végétative. De ce fait, les cultivars du groupe Cavendish se différencient par des mutations somaclonales ou des événements épigénétiques, sans aucun brassage génétique. Les cultivars se différencient donc lentement et par de petites mutations en comparaison avec les processus basés sur l'hybridation de nouvelles variétés (Bakry et al., 2009). Cela explique sûrement que chez certains cultivars appartenant au type Giant, et donc morphologiquement proches, il y ait autant de similitudes.

C- Bilan sur les hypothèses de recherche

Le Tableau 16 résume la validation/rejet des hypothèses de recherche, d'après nos résultats.

Hypothèses	Validée/Rejetée
1 Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes relations source-puits	Validée
2 Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes schémas d'allocation de la biomasse	Validée
3 Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes caractéristiques du système racinaire.	<i>Non vérifiée</i>
4 Les cultivars de Cavendish n'ont pas les mêmes rapport root:shoot	Validée
5 Les relations entre le déterminisme du poids du régime et les relations source-puits sont quantitativement différentes entre les cultivars de Cavendish.	Validée
6 Les cultivars de Cavendish n'ont pas la même performance agronomique dans des conditions de culture suboptimales	Validée
7 La performance agronomique des cultivars dans des conditions de culture suboptimales peut être prédite par des traits caractérisant les relations source-puits et la capacité d'acquisition de l'azote.	Rejetée
8 Les cultivars ayant une grande offre et une faible demande sont les plus performants dans des conditions suboptimales :	
8A Les cultivars les plus performants avec un effeuillage sévère ont un rapport source-puits élevé	Rejetée
8B Les cultivars les plus performants avec des ressources azotées limitées ont une faible demande en azote de la plante mais un rapport root:shoot élevé.	Rejetée

Tableau 16 : Validation/ Rejet des hypothèses de recherche

II- Perspectives et limites

A- Intérêt agronomique des cultivars et utilisation commerciale

L'objectif commercial de la thèse était de décrire pour chaque cultivar le(s) ITK pour le(s)quel(s) il est le plus adapté. Cette partie discute de l'intérêt agronomique des cultivars dans différentes conditions de culture en prenant en compte les résultats obtenus à Neufchâteau et à Bois-Debout. Des planches photos et dessins des cultivars sont présentées en Annexes.

Gua-01 est un bananier de moyenne stature, standard de la Grande Naine et cultivar de référence dans l'essai. Il présente des régimes de bonne qualité par rapport aux enjeux de l'export, et produit de bons

rendements dans des conditions non limitantes ainsi qu'avec un effeuillage sévère. Cependant, il nécessite des ressources azotées non limitantes.

D'autres cultivars de types Giant présentent beaucoup de similitudes avec Gua-01 : **Cot-01, Mat-01, Mat-02, Mat-03 et Mat-11**. Ils sont adaptés aux mêmes ITK que Gua-01.

Poyo est un grand bananier, peu robuste, produisant moins de fruits que Gua-01 mais des régimes de qualité. Ce bananier ne semble pas sensible aux variations saisonnières de lumière ni à l'effeuillage sévère ponctuel pouvant être causé par augmentation de la pression de la cercosporiose. D'après nos résultats, il pourrait donc convenir à des environnements similaires à ceux de la Guadeloupe, notamment en termes d'évolution du Rg au cours de l'année et de la pression de la cercosporiose. Poyo produit des régimes de bonne qualité, avec des fruits homogènes et répondant aux standards de l'export, et ce, malgré des conditions de culture suboptimales. Ce cultivar ne nécessiterait donc pas d'ablation des mains, ce qui est intéressant compte tenu de sa grande taille rendant difficile les soins au régime. Enfin, Poyo alloue plus de biomasse à son rejet que les autres cultivars ce qui pourrait lui permettre d'avoir des retours de cycle plus rapides, et de compenser ses petits régimes par une durée de cycle plus courte dans l'élaboration du rendement.

Néanmoins, par sa grande taille et son petit rapport R:S, il est plus sensible aux chutes et doit donc être planté dans des environnements avec peu de risques de chute (pas de parasitisme tellurique, pas de tempête) ou doit être attaché avec des ficelles.

Ame-01 a les mêmes caractéristiques morphologiques que Poyo, mais a un régime comportant autant de fruits que Gua-01 et des fruits de grande taille. Ce cultivar a une très bonne performance agronomique dans des conditions de culture non limitantes et avec un effeuillage sévère. Ses régimes ont des fruits de bonne qualité, avec des longueurs et des diamètres importants. Ame-01 est un bon candidat pour répondre à la demande de bananiers de type Robusta, considérés comme plus rustiques. Cependant, sa haute stature rend difficile les soins aux régimes, et présente les mêmes risques de chute que Poyo.

Ruby est un bananier de moyenne stature, produisant plus de fruits que Gua-01 et de plus petites dimensions. Ruby est intéressant par la stabilité de son rendement dans des systèmes de culture suboptimaux. Nos résultats suggèrent que la performance agronomique de Ruby ne soit pas impactée par un effeuillage sévère et soit moins impactée par des ressources azotées limitées que la plupart des cultivars de Cavendish. Ces caractéristiques font d'elles un bon candidat pour des conditions de culture suboptimales, liées à des environnements contraignants (faible fertilité, pression élevée de la cercosporiose) ou à des itinéraires techniques à faible niveau d'intrants chimiques (réduction de la fertilisation, compétition avec d'autres espèces, effeuillage). Sa capacité à maintenir sa performance

malgré un effeuillage sévère pourrait lui permettre de tolérer l'ombrage, et donc ferait de Ruby un cultivar prometteur pour les itinéraires agroforestiers.

Gua-02 est un bananier de moyenne stature, de performance équivalente à Gua-01 dans des conditions non limitantes, et présentant les meilleurs rendements avec des ressources azotées limitées. Ce cultivar serait donc adapté aux environnements avec une faible fertilité des sols, ainsi qu'aux itinéraires techniques à bas niveau d'azote minéral apporté. Néanmoins, Gua-02 est le cultivar ayant montré la moins bonne stabilité de rendement avec un effeuillage sévère, et ne serait donc pas adapté aux environnements avec une forte pression de la cercosporiose lorsque la maladie est maîtrisée par l'effeuillage.

Mat-12 est un bananier de moyenne stature, produisant plus de fruits que Gua-01 mais de taille similaire. Il produit des rendements élevés en conditions non limitantes ainsi qu'avec un effeuillage sévère, présentant une bonne stabilité de rendement malgré l'effeuillage. Il serait donc adapté aux itinéraires techniques conventionnels utilisés dans les bananeraies commerciales, ainsi qu'à l'environnement avec une forte pression de la cercosporiose maîtrisée par effeuillage.

Enfin, **DC-01** est un petit bananier, robuste, produisant plus de fruits que les autres cultivars mais présentant une plus faible performance agronomique dans nos essais. DC-01 n'est pas adapté aux conditions climatiques de la Guadeloupe, et présenterait sûrement une meilleure performance agronomique dans un climat subtropical, comme la plupart des bananiers de type Dwarf. Cependant, sa faible stature lui permettrait d'être conduite sous serre, ou dans des environnements présentant de forts risques de chute pour un bananier de moyenne stature. De plus, bien que la qualité de son régime ne lui permette pas d'être exporté selon les standards esthétiques, ce cultivar conviendrait à des plantations dont la production est destinée à des marchés locaux.

Ces conclusions ne prennent en compte que les essais menés dans la thèse et sont donc à valider avec des essais supplémentaires, en conditions de culture réelle.

B- Critique de la méthode utilisée : intérêts, perspectives et limites

1) Intérêts et perspectives

Bien que notre dispositif n'ait pas permis de valider les traits fonctionnels que nous avons sélectionnés pour prédire la performance agronomique des cultivars dans des conditions suboptimales, nous avons pu caractériser les cultivars sur leur relation source-puits et sur leur capacité d'acquisition des ressources azotées avec une approche par traits fonctionnels. Ce travail montre qu'une nouvelle approche de la sélection des bananiers Cavendish est possible, qui permettrait de caractériser des cultivars sur des caractéristiques physiologiques ou écophysiologiques d'intérêt, en

contournant les limites de l'absence de polymorphisme génétique remarquable dans le groupe Cavendish.

En effet, chez la plupart des espèces cultivées, la sélection moderne pour des critères de tolérance ou de résistance est menée à l'aide de marqueurs moléculaires et génétiques. En l'absence de différences génétiques remarquables chez le groupe Cavendish, cette sélection assistée par marqueurs n'est pas possible pour les bananiers Cavendish. Cela encourage à creuser l'approche par traits fonctionnels pour la sélection bananière, puisque cette méthode permettrait de contourner l'impossibilité à utiliser des marqueurs moléculaires pour sélectionner les cultivars de Cavendish sur des critères de tolérance.

La TBA sur bananier pourrait être utilisée pour d'autres traits d'intérêt agronomique, comme la tolérance à la sécheresse (Volaire et al., 2014), ou pour des traits associés à des services écosystémiques (Martin and Isaac, 2015; Wood et al., 2015). Cette méthode pourrait également être utilisée pour concevoir des systèmes agroécologiques et/ou des systèmes plurispécifiques, comme cela a été initié en bananeraie avec les travaux sur les PdS (Damour et al., 2015; Tardy et al., 2017, 2015). Dans ces études, des espèces de PdS ont été caractérisées par une TBA selon leur service et leur compétition pour les ressources lumineuses et minérales avec le bananier. Dans la conception de système de culture innovants, on peut imaginer utiliser les traits fonctionnels pour vérifier la possibilité d'association entre différentes espèces sous bananeraie. Des travaux similaires ont été réalisés sur l'association d'espèces dans les cultures céréalières, d'une part, pour mesurer l'effet des associations de culture sur le rendement et, d'autre part, pour identifier les groupes fonctionnels permettant d'obtenir le plus haut rendement (Ajal et al., 2021; Montazeaud et al., 2020).

L'essai de Bois-Debout nous a permis de mesurer la performance agronomique des cultivars dans différents systèmes de culture et d'émettre des hypothèses sur leur tolérance à un effeuillage sévère et à des ressources azotées limitées. Le design de ce dispositif peut servir de base pour concevoir des essais de sélection variétale pour des tolérances au stress. En effet, un dispositif semblable avec des répétitions des traitements permettrait de mesurer la réponse des cultivars au traitement, puis de mesurer la différence avec le potentiel pour évaluer leur tolérance.

Plusieurs exemples sur céréales montrent l'intérêt d'évaluer des cultivars dans des environnements contrastés en terme de disponibilité des ressources pour sélectionner des cultivars tolérants à des ressources minérales et hydriques limitées (Bänziger et al., 2006; Mwadzingeni et al., 2016).

La méthodologie développée ici est transposable, aussi bien à d'autres contextes géo-climatiques et à d'autres critères de sélection, qu'à d'autres espèces de bananiers. En effet, elle pourrait être utilisée pour la caractérisation d'autres espèces du genre *Musa*, comme les bananiers plantains par exemple, qui forment également un groupe génétiquement indistinguable et donc avec les mêmes limites que les bananiers Cavendish vis-à-vis de la sélection assistée par marqueurs moléculaires. De plus, cette

méthodologie permettrait de répondre à la demande des professionnels de la filière banane vis-à-vis de l'évaluation des cultivars de Cavendish avec des critères objectifs. Enfin, bien que notre travail d'étude soit concentré autour des problématiques des bananeraies Antillaises, en généralisant à l'échelle mondiale, les contraintes sont de plus en plus nombreuses dans les bananeraies, notamment à cause des aléas climatiques (tempêtes, sécheresse, inondations). Il y a donc des enjeux importants autour d'une méthodologie permettant d'évaluer des cultivars dans des conditions de culture suboptimales, quelle que soit la nature des facteurs limitants (biotique, climatique, environnemental, technique cultural...).

2) Limites

Les principales limites de ce travail viennent du dispositif expérimental utilisé.

En effet, de manière générale aux essais de Neufchâteau et à ceux de Bois-Debout, compte tenu du grand nombre de cultivars à mesurer et de la multitude de mesures à réaliser, il n'a pas été possible d'effectuer plus de répétitions que ce qui a été fait. Pourtant, doubler le nombre de répétitions aurait permis d'avoir des statistiques plus robustes, notamment sur les résultats des tests de Tukey qui furent parfois difficiles à analyser. De plus, pour des limites de temps liées à la réalisation du doctorat, il n'a pas été possible de mesurer plus de deux cycles de culture, avec un seul cycle exploitable à Bois-Debout. De ce fait, les résultats obtenus ne doivent pas être interprétés comme des conclusions définitives. Enfin, il faut rappeler que nous avons travaillé à l'échelle de l'individu, et non à l'échelle de la population comme c'est le cas en bananeraie. De ce fait, en limitant la compétition pour la lumière, il est probable que les rendements obtenus dans les parcelles de ces essais soient plus élevés que les rendements obtenus dans des bananeraies commerciales auxquelles les mêmes traitements auraient été appliqués.

L'une des limites de l'amélioration variétale sur Cavendish est la grande ressemblance entre les cultivars. En effet, nous avons observé une grande similitude entre beaucoup de cultivars, même si nous avons distingué certains cultivars présentant des caractéristiques intéressantes. Nous avons néanmoins observé que lorsque les stress deviennent trop limitants (exemple de la parcelle N-L-), tous les cultivars ont une performance agronomique similaire. De même, lorsqu'il y a eu une forte pression de la cercosporiose, tous les cultivars ont été touchés de la même façon par la maladie. Ainsi, même si nous avons montré une nouvelle diversité au sein du groupe, la recherche de cultivars de Cavendish adaptés à des conditions de culture suboptimales a ses limites. Face à des conditions de culture ou des environnements trop limitants, la solution serait probablement de travailler sur le système de culture et les pratiques culturales en bananeraie, et donc d'avoir une approche plus globale.

Références

- Achard, R., Fevrier, A., Estrade, J.R., 2018. Weed control by two cover crops *Neonotonia wightii* and *Centrosema pascuorum* in banana plantations – impact on nitrogen competition and banana productivity. *Acta Hort.* 87–94. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1196.10>
- Ajal, J., Jäck, O., Vico, G., Weih, M., 2021. Functional trait space in cereals and legumes grown in pure and mixed cultures is influenced more by cultivar identity than crop mixing. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 50, 125612. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125612>
- Araya, M., 2005. Stratification and spatial distribution of the banana (*Musa* AAA, Cavendish subgroup, cvs “Valery” and ‘Grande naine’) root system. *Banana Root Syst. Better Underst. Its Product. Manag. Proc. Int. Symp. Held San José Costa Rica 3-5 Novemb. 2003* 83–103.
- Asseng, S., Kassie, B.T., Labra, M.H., Amador, C., Calderini, D.F., 2017. Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. *Field Crops Res., Modeling crops from genotype to phenotype in a changing climate* 202, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.031>
- Bakry, F., Carreel, F., Jenny, C., Horry, J.-P., 2009. Genetic Improvement of Banana, in: Jain, S.M., Priyadarshan, P.M. (Eds.), *Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species*. Springer, New York, NY, pp. 3–50. https://doi.org/10.1007/978-0-387-71201-7_1
- Bänziger, M., Setimela, P.S., Hodson, D., Vivek, B., 2006. Breeding for improved abiotic stress tolerance in maize adapted to southern Africa. *Agric. Water Manag., Special Issue on Water Scarcity: Challenges and Opportunities for Crop Science* 80, 212–224. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2005.07.014>
- Becker, S.R., Byrne, P.F., Reid, S.D., Bauerle, W.L., McKay, J.K., Haley, S.D., 2016. Root traits contributing to drought tolerance of synthetic hexaploid wheat in a greenhouse study. *Euphytica* 207, 213–224. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1574-1>
- 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. (phD). Université Catholique de Louvain.
- Bonifas, K.D., Walters, D.T., Cassman, K.G., Lindquist, J.L., 2005. Nitrogen supply affects root:shoot ratio in corn and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Sci.* 53, 670–675. <https://doi.org/10.1614/WS-05-002R.1>
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131–146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
- Bullock, D.G., Anderson, D.S., 1998. Evaluation of the Minolta SPAD-502 chlorophyll meter for nitrogen management in corn. *J. Plant Nutr.* 21, 741–755. <https://doi.org/10.1080/01904169809365439>
- Cabidoche, Y.-M., Achard, R., Cattán, P., Clermont-Dauphin, C., Massat, F., Sansoulet, J., 2009. Long-term pollution by chlordane of tropical volcanic soils in the French West Indies: A simple leaching model accounts for current residue. *Environ. Pollut., Special Issue Section: Ozone and Mediterranean Ecology: Plants, People, Problems* 157, 1697–1705. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.12.015>
- Cabidoche, Y.-M., Cattán, P., Dorel, M., Paillat, J.-M., 2002a. Intensification agricole et risque de pollution azotée des ressources en eau dans les départements français d’outre-mer insulaires : surveiller en priorité les pratiques agricoles dans les périmètres irrigués. Presented at the Atelier du PCSI (Programme Commun Systèmes Irrigués) sur une Maîtrise des Impacts Environnementaux de l’Irrigation, Cirad - IRD - Cemagref, p. 16 p.
- Cabidoche, Y.-M., Cattán, P., Dorel, M., Paillat, J.-M., 2002b. Intensification agricole et risque de pollution azotée des ressources en eau dans les départements français d’outre-mer insulaires: surveiller en priorité les pratiques agricoles dans les périmètres irrigués 17.
- Cabidoche, Y.-M., Lesueur-Jannoyer, M., 2011. Pollution durable des sols par la chlordécone aux Antilles : comment la gérer ? *Innov. Agron.* 16, 117.

- Cabrera Cabrera, J., Galán Saúco, V., 2005. Evaluation of the banana cultivars Zelig, Grande Naine and Gruesa under different environmental conditions in the Canary Islands. *Fruits* 60, 357–369. <https://doi.org/10.1051/fruits:2005041>
- Carval, D., Resmond, R., Achard, R., Tixier, P., 2016. Cover cropping reduces the abundance of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* but does not reduce its damage to the banana plants. *Biol. Control* 99, 14–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.04.004>
- Castelan, F.P., Abadie, C., Hubert, O., Chilin-Charles, Y., de Lapeyre de Bellaire, L., Chillet, M., 2013. Relation between the severity of Sigatoka disease and banana quality characterized by pomological traits and fruit green life. *Crop Prot.* 50, 61–65. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.02.019>
- Castillo, L.E., Ruepert, C., Solis, E., 2000. Pesticide residues in the aquatic environment of banana plantation areas in the North Atlantic Zone of Costa Rica. *Environ. Toxicol. Chem.* 19, 1942–1950. <https://doi.org/10.1002/etc.5620190802>
- Champion, J., 1963. *Le bananier*. G. P. Maisonneuve & Larose.
- Chillet, M., Abadie, C., Hubert, O., Chilin-Charles, Y., de Lapeyre de Bellaire, L., 2009. Sigatoka disease reduces the greenlife of bananas. *Crop Prot.* 28, 41–45. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2008.08.008>
- Chloupek, O., Dostál, V., Středa, T., Psota, V., Dvořáčková, O., 2010. Drought tolerance of barley varieties in relation to their root system size. *Plant Breed.* 129, 630–636. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2010.01801.x>
- Clarke, J.M., DePauw, R.M., Townley-Smith, T.F., 1992. Evaluation of Methods for Quantification of Drought Tolerance in Wheat. *Crop Sci.* 32, crops1992.0011183X003200030029x. <https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200030029x>
- Couso, L.L., Fernández, R.J., 2012. Phenotypic plasticity as an index of drought tolerance in three Patagonian steppe grasses. *Ann. Bot.* 110, 849–857. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs147>
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risède, J.-M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *Eur. J. Agron.* 52, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.004>
- Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risède, J.-M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 81–133. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.06.004>
- Damour, G., Navas, M.L., Garnier, E., 2018. A revised trait-based framework for agroecosystems including decision rules. *J. Appl. Ecol.* 55, 12–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12986>
- Damour, G., Ozier-Lafontaine, H., Dorel, M., 2012. Simulation of the growth of banana (*Musa* spp.) cultivated on cover-crop with simplified indicators of soil water and nitrogen availability and integrated plant traits. *Field Crops Res.* 130, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.013>
- Daniells, J.W., 1986. Banana cultivars in Australia. *Qld. Agric. J.* 75–84.
- Daniells, J.W., Lisle, A.T., Bryde, N.J., 1994. Effect of bunch trimming and leaf removal at flowering on maturity bronzing, yield, and other aspects of fruit quality of bananas in North Queensland. *Aust. J. Exp. Agric.* 34, 259–265. <https://doi.org/10.1071/ea9940259>
- Debaeke, P., Casadebaig, P., Langlade, N.B., 2021. New challenges for sunflower ideotyping in changing environments and more ecological cropping systems. *OCL Oilseeds Fats Crops Lipids EDP* 28, 1–23. <https://doi.org/10.1051/ocl/2021016>
- Delvaux, B., Dorel, M., 1990. Diagnostic surveys in intensive banana plantations in Cameroon, Martinique and Guadeloupe. *Fruits Paris* 89–93.
- Delvaux, B., Rufyikiri, G., 2003. Ion absorption and proton extrusion by banana roots. Presented at the Banana Root System: towards a better understanding for its productive management, San José, Costa Rica, pp. 114–123.
- Dens, K.R., Romero, R.A., Swennen, R., Turner, D.W., 2008. Removal of bunch, leaves, or pseudostem alone, or in combination, influences growth and bunch weight of ratoon crops in two banana cultivars. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 82, 113–119.

- Dépigny, S., Achard, R., Lescot, T., Djomessi, M.T., Tchotang, F., Ngando, D.E., Poix, C., 2015. In vivo assessment of the active foliar area of banana plants (*Musa* spp.) using the OTO model. *Sci. Hortic.* 181, 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.044>
- Diémé, J.S., Armas, C., Rusch, G.M., Pugnaire, F.I., 2019. Functional responses of four Sahelian tree species to resource availability. *Flora, Functional Traits Explaining Plant Responses to Past and Future Climate Changes* 254, 181–187. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.009>
- Djigal, D., Chabrier, C., Duyck, P.-F., Achard, R., Quénéhervé, P., Tixier, P., 2012. Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biol. Biochem.* 48, 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.026>
- Dorel, M., Damour, G., Leclerc, N., Lakhia, S., Ricci, S., Vingadassalon, F., Salmon, F., 2016. Parent plant vs sucker – how can competition for photoassimilate allocation and light acquisition be managed in new banana hybrids? *Field Crops Res.* 198, 70–79. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.028>
- 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., François, L., Loïs, P., 2003. Distribution of banana roots in time and space : new tools for an old science. Presented at the Banana Root System: towards a better understanding for its productive management, San José, Costa Rica, pp. 58–74.
- Duuml, Yanar, R., GEBOLOŽLU, N., Yanar, Y., Aydin, M., Ccedil, P., AKMAK, 2011. Effect of different organic fertilizers on yield and fruit quality of indeterminate tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Sci. Res. Essays* 6, 3623–3628. <https://doi.org/10.5897/SRE10.1083>
- Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Abbate, P., 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Res.* 96, 307–312. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.07.013>
- Eckstein, K., Fraser, C., Husselmann, J., Temple Murray, N., 1998a. The evaluation of promising new banana cultivars. *Acta Hortic.* 490, 57–69. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1998.490.3>
- Eckstein, K., Fraser, C., Joubert, W., 1998b. Greenhouse cultivation of bananas in South Africa. *Acta Hortic.* 135–146. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1998.490.12>
- Eckstein, K., Robinson, J.C., 1999. The influence of the mother plant on sucker growth, development and photosynthesis in banana (*Musa* AAA; Dwarf Cavendish). *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 73, 347–350. <https://doi.org/10.1080/14620316.1999.11511119>
- Eckstein, K., Robinson, J.C., Davie, S.J., 1995. Physiological responses of banana (*Musa* AAA; Cavendish sub-group) in the subtropics. III. Gas exchange, growth analysis and source-sink interaction over a complete crop cycle. *J. Hortic. Sci.* 70, 169–180. <https://doi.org/10.1080/14620316.1995.11515286>
- Elberse, I. a. M., Van Damme, J.M.M., Van Tienderen, P.H., 2003. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *J. Ecol.* 91, 371–382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00776.x>
- Elía, M., Savin, R., Slafer, G.A., 2016. Fruiting efficiency in wheat: physiological aspects and genetic variation among modern cultivars. *Field Crops Res.* 191, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.02.019>
- Engwali, F.D., Nfor, T.D., Alain, K., 2013. On-Farm Evaluation of Deleafing Frequency on the Severity of Black Sigatoka Disease (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) and Yield of Banana (*Musa* spp). *J. Exp. Agric. Int.* 595–605. <https://doi.org/10.9734/AJEA/2013/3509>
- FAO, 2014. World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.
- Fernandez-Salvador, J., Strik, B.C., Bryla, D.R., 2015. Liquid Corn and Fish Fertilizers Are Good Options for Fertigation in Blackberry Cultivars Grown in an Organic Production System. *HortScience* 50, 225–233. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.2.225>
- Fonsah, E.G., Adamu, C.A., Okole, B.N., Mullinix, B.G., 2007. Field evaluation of Cavendish banana cultivars propagated either by suckers or by tissue culture, over six crop cycles in the tropics. *Fruits* 62, 205–212. <https://doi.org/10.1051/fruits:2007016>

- Fort, F., Cruz, P., Catrice, O., Delbrut, A., Luzarreta, M., Stroia, C., Jouany, C., 2015. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. *Environ. Exp. Bot.* 110, 62–72. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.007>
- Fruitrop, 2021. Statistiques mondiales de la banane 2019-2020. Fruitrop N°275 104–105.
- Gahoonia, T.S., Nielsen, N.E., 2004. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant Soil* 262, 55–62. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037020.58002.ac>
- Galán Saúco, V., Cabrera Cabrera, J., Hernández Delgado, P., 1995. A comparaison of banana cultivars Dwarf Cavendish, Grande Naine and Williams, for the Canary Islands. *Fruits* 50, 255–266.
- Galán Saúco, V., Cabrera Cabrera, J., Hernández Delgado, P.M., Rodriguez, M.C., 1998a. Comparaison of protected and open-air cultivatio of Grande Naine and Dwarf Cavendish bananas. *Acta Hortic.* 490, 247–259.
- Galán Saúco, V., Cabrera Cabrera, J., Hernández Delgado, Rodriguez Pastor, M.C., 1998b. Evaluation of medium-height Cavendish banana cultivars under the subtrpical conditions of the canary islands. *Acta Hortic.* 490, 103–116. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1998.490.9>
- Galán Saúco, V., Hernández Delgado, Cabrera Cabrera, J., 1991. Preliminary evaluation of new banana cultivars for the Canary Islands. *Sci. Hortic.* 47, 169–172.
- Ganry, F., 1977. Détermination “in situ” du stade de transition entre la phase végétative et la phase florale chez le bananier, utilisant le “coefficient de vitesse de croissance des feuilles”. Essai d’interprétation de quelques processus de développement durant la période florale. *Fruits* 32, 373–386.
- Ganry, J., 1980a. Le développement du bananier en relation avec les facteurs du milieu : action de la température et du rayonnement d’origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles. Etude du rythme de développement de la plante. *Fruits* 35, 727–743.
- Ganry, J., 1980b. Action de la température et du rayonnement solaire sur la vitesse de croissance des feuilles de bananiers (*Musa acuminata* Colla). Application à l’étude du rythme de développement de la plante et relation avec la productivité (phD). Parie VII, Paris (France).
- Ganry, J., 1975. Influence du gainage des régimes du bananier avec une housse de polyéthylène sur la température des fruits dans les conditions de Neufchateau (Guadeloupe). *Fruits* 30, 735–738.
- Garcia, A.L., Savin, R., Slafer, G.A., 2019. Fruiting efficiency differences between cereal species. *Field Crops Res.* 231, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.11.005>
- Garcia, L., Damour, G., Gary, C., Follain, S., Le Bissonnais, Y., Metay, A., 2019. Trait-based approach for agroecology: contribution of service crop root traits to explain soil aggregate stability in vineyards. *Plant Soil* 435, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3874-4>
- Garnier, E., 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends Ecol. Evol.* 6, 126–131. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90091-B](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90091-B)
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Geissen, V., Ramos, F.Q., de J. Bastidas-Bastidas, P., Díaz-González, G., Bello-Mendoza, R., Huerta-Lwanga, E., Ruiz-Suárez, L.E., 2010. Soil and Water Pollution in a Banana Production Region in Tropical Mexico. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 85, 407–413. <https://doi.org/10.1007/s00128-010-0077-y>
- Gilliham, M., Able, J.A., Roy, S.J., 2017. Translating knowledge about abiotic stress tolerance to breeding programmes. *Plant J.* 90, 898–917. <https://doi.org/10.1111/tpj.13456>
- Grime, J.P., Crick, J.C., Rincon, J.E., 1986. The ecological significance of plasticity. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 40, 5–29.
- Gubbuk, H., Bakry, F., Guven, D., Taskiran, O., Mathieu, Y., 2020. Agronomic evaluation of new Cavendish banana cultivars for growing in different protected cultivation areas in Turkey. *Acta Hortic.* 27–32. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2020.1272.4>

- Gübbük, H., Pekmezci, M., Erkan, M., 2004. Production potential of cavendish cultivars (Musa spp. AAA) under greenhouse and field conditions in subtropical areas of Turkey. *Acta Agric. Scand. Sect. B - Soil Plant Sci.* 54, 249–253. <https://doi.org/10.1080/09064710410035767>
- Guertal, E.A., Kemble, J.M., 1998. Responses of Field-grown Tomatoes to Nitrogen Sources. *HortTechnology* 8, 386–391. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.8.3.386>
- Guillermet, C., Le Guen, R., Dorel, M., Lescot, T., de Lapeyre de Bellaire, L., 2018. Experimental approaches for agro-ecological management of black leaf streak in dry and humid tropical conditions. *Acta Hortic.* 113–120. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1196.13>
- Hameed, F.A.R.A.A., 2008. Evaluation of William's Banana (Musa Cavendish L.) Clones Under Hot Arid Climates of the Sudan (PhD in Agriculture). Khartoum, Soudan.
- Harbur, M.M., Owen, M.D.K., 2004. Light and growth rate effects on crop and weed responses to nitrogen. *Weed Sci.* 52, 578–583. <https://doi.org/10.1614/WS-03-115R1>
- Hazman, M., Brown, K.M., 2018. Progressive drought alters architectural and anatomical traits of rice roots. *Rice* 11, 62. <https://doi.org/10.1186/s12284-018-0252-z>
- Hills, T.R., Bissell, A.R.J., Burt, J.R., 1992. Yield, plant characteristics, and relative tolerance to bunch loss of four banana varieties (Musa AAA Group, Cavendish subgroup) in the semi-arid subtropics of Western Australia. *Aust. J. Exp. Agric.* 32, 237–240.
- Holder, G.D., Gums, F.A., 1981. Yield responses of two banana cvs "Robusta" and "Giant Cavendish" (Williams hybrid) to different levels of irrigation. *Caribb. Food Crops Soc. 17th Annu. Meet.* XVII, 286–293.
- Houdart, M., Tixier, P., Lassoudière, A., Saudubray, F., 2009. Assessing pesticide pollution risk: from field to watershed. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 321–327. <https://doi.org/10.1051/agro:2008042>
- International Plant Genetic Resources Institute (Ed.), 1996. Descriptors for banana (Musa spp.). IPGRI, Rome.
- Iqbal, A., Qiang, D., Xiangru, W., Huiping, G., Jing, N., Leilei, L., Hengheng, Z., Nianchang, P., Xiling, Z., Meizhen, S., 2021. N-efficient cotton genotype grown under low nitrogen shows relatively large root system, high biomass accumulation and nitrogen metabolism. *Agron. J.* Accepted Author Manuscript. <https://doi.org/10.1002/agj2.20962>
- Israeli, Y., Plaut, Z., Schwartz, A., 1995. Effect of shade on banana morphology, growth and production. *Sci. Hortic.* 62, 45–56. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(95\)00763-J](https://doi.org/10.1016/0304-4238(95)00763-J)
- Jannoyer, M., 1995. Déterminisme du nombre d'organes reproducteurs d'une inflorescence de bananier (Musa acuminata, cv 'Grande Naine') (phD). INAPG, Paris (France).
- Johns, G.G., 1994. Field evaluation of five clones of tissue-cultured bananas in northern New South Wales. *Aust. J. Exp. Agric.* 34, 521–528.
- Jorquera-Fontena, E., Pastenes, C., Meriño-Gergichevich, C., Franck, N., 2018. Effect of source/sink ratio on leaf and fruit traits of blueberry fruiting canes in the field. *Sci. Hortic.* 241, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.06.041>
- Jullien, A., 2000. Croissance, développement et qualité des fruits du bananier (Musa spp AAA group cv Cavendish Grande Naine). Modélisation de la répartition des assimilats entre les fruits du régime (phD). INAPG, Paris (France).
- Jullien, A., Chillet, M., Malézieux, E., 2008. Pre-harvest growth and development, measured as accumulated degree days, determine the post-harvest green life of banana fruit. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 83, 506–512. <https://doi.org/10.1080/14620316.2008.11512414>
- Jullien, A., Malézieux, E., Michaux-Ferrière, N., Chillet, M., Ney, B., 2001a. Within-bunch Variability in Banana Fruit Weight: Importance of Developmental Lag Between Fruits. *Ann. Bot.* 87, 101–108. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1309>
- Jullien, A., Munier-Jolain, N.G., Malézieux, E., Chillet, M., Ney, B., 2001b. Effect of Pulp Cell Number and Assimilate Availability on Dry Matter Accumulation Rate in a Banana Fruit [Musa sp. AAA group 'Grande Naine' (Cavendish subgroup)]. *Ann. Bot.* 88, 321–330. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1464>
- Karcher, D.E., Richardson, M.D., Hignight, K., Rush, D., 2008. Drought Tolerance of Tall Fescue Populations Selected for High Root/Shoot Ratios and Summer Survival. *Crop Sci.* 48, 771–777. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.05.0272>

- Kiba, T., Krapp, A., 2016. Plant Nitrogen Acquisition Under Low Availability: Regulation of Uptake and Root Architecture. *Plant Cell Physiol.* 57, 707–714. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw052>
- Kumar, M., Rawat, V., Rawat, J.M.S., Tomar, Y.K., 2010. Effect of pruning intensity on peach yield and fruit quality. *Sci. Hortic.* 125, 218–221. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.03.027>
- Kussow, W.R., Soldat, D.J., Kreuser, W.C., Houlihan, S.M., 2012. Evidence, Regulation, and Consequences of Nitrogen-Driven Nutrient Demand by Turfgrass. *ISRN Agron.* 2012, 1–9. <https://doi.org/10.5402/2012/359284>
- Kwa, M., Ganry, J., 1990. Utilisation agronomique des vitroplants de bananier. *Fruits spéc.* 107–111.
- Lagerwall, G.B., 1997. BANANA (MUSA AAA; CAVENDISH SUB-GROUP) CULTIVAR/DENSITY TRIALS IN THREE BIOCLIMATIC GROUPS ON THE NORTH COAST OF KWAZULU-NATAL.
- Lambers, H., Poorter, H., 2004. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences, in: *Advances in Ecological Research*, *Advances in Ecological Research: Classic Papers*. Academic Press, pp. 283–362. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)34004-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)34004-8)
- Lammerts van Bueren, E.T., Struik, P.C., Jacobsen, E., 2002. Ecological concepts in organic farming and their consequences for an organic crop ideotype. *NJAS Wagening. J. Life Sci.* 50, 1–26. [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(02\)80001-X](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(02)80001-X)
- Lassoudière, A., 2007. Le bananier et sa culture, Quae. ed, Savoir faire. France.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lecompte, F., Ozier-Lafontaine, H., Pages, L., 2003. An analysis of growth rates and directions of growth of primary roots of field-grown banana trees in an andisol at three levels of soil compaction. *Agronomie* 23, 209–218. <https://doi.org/10.1051/agro:2002084>
- Lecompte, F., Pagès, L., Ozier-Lafontaine, H., 2005. Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system. *New Phytol.* 167, 841–850. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01457.x>
- Lescourret, F., Magda, D., Richard, G., Adam-Blondon, A.-F., Bardy, M., Baudry, J., Doussan, I., Dumont, B., Lefèvre, F., Litrico, I., Martin-Clouaire, R., Montuelle, B., Pellerin, S., Plantegenest, M., Tancoigne, E., Thomas, A., Guyomard, H., Soussana, J.-F., 2015. A social–ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open Issue 14, 68–75. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.04.001>
- Li, T., Heuvelink, E., Marcelis, L.F.M., 2015. Quantifying the source–sink balance and carbohydrate content in three tomato cultivars. *Front. Plant Sci.* 6, 416. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00416>
- Liu, C., Gong, X., Wang, H., Dang, K., Deng, X., Feng, B., 2020. Low-nitrogen tolerance comprehensive evaluation and physiological response to nitrogen stress in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) seedling. *Plant Physiol. Biochem.* 151, 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.03.027>
- Loison, R., Audebert, A., Debaeke, P., Hoogenboom, G., Leroux, L., Oumarou, P., Gérardaux, E., 2017. Designing cotton ideotypes for the future: Reducing risk of crop failure for low input rainfed conditions in Northern Cameroon. *Eur. J. Agron.* 90, 162–173. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.08.003>
- Lynch, J.P., 2019. Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytol.* 223, 548–564. <https://doi.org/10.1111/nph.15738>
- Lynch, J.P., 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann. Bot.* 112, 347–357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs293>
- Marcelis, L.F.M., 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *J. Exp. Bot.* 47, 1281–1291. https://doi.org/10.1093/jxb/47.Special_Issue.1281
- Marcelis, L.F.M., Heuvelink, E., Baan Hofman-Eijer, L.R., Den Bakker, J., Xue, L.B., 2004. Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *J. Exp. Bot.* 55, 2261–2268. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh245>

- Martin, A.R., Isaac, M.E., 2015. REVIEW: Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *J. Appl. Ecol.* 52, 1425–1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12526>
- McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.-S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälammil-Kujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., Zadworny, M., 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytol.* 207, 505–518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- Méndez Hernández, C., 1998. A comparaison of the parent crop of three cultivars of banana in the open air and under plastic mesh in the north of tenerife. *Acta Hortic.* 490.
- Meyer, J.-P., 1975. Influence de l'ablation de mains sur le rendement en poids des régimes de bananes par catégories de conditionnement aux Antilles. *Fruits* 30, 663–668.
- Meyer, J.P., 1975. Estimation de productivité : calcul du poids des régimes de bananier en fonction du nombre de doigts et du poids d'un doigt. *Fruits* 30, 739–744.
- Milla, R., Morente-López, J., Alonso-Rodrigo, J.M., Martín-Robles, N., Stuart Chapin, F., 2014. Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20141429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1429>
- Monnet, J., 1961. Comparaison de quelques variétés de bananiers. *Fruits* 16, 74–76.
- Montazeaud, G., Violle, C., Roumet, P., Rocher, A., Ecartot, M., Compan, F., Maillet, G., Fort, F., Fréville, H., 2020. Multifaceted functional diversity for multifaceted crop yield: Towards ecological assembly rules for varietal mixtures. *J. Appl. Ecol.* 57, 2285–2295. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13735>
- Multigner, L., Kadhel, P., Rouget, F., Blanchet, P., Cordier, S., 2016. Chlordecone exposure and adverse effects in French West Indies populations. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 23, 3–8. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4621-5>
- Mwadingeni, L., Shimelis, H., Dube, E., Laing, M.D., Tsilo, T.J., 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *J. Integr. Agric.* 15, 935–943. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61102-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61102-9)
- Ney, B., Bancal, M.O., Bancal, P., Bingham, I.J., Foulkes, J., Gouache, D., Paveley, N., Smith, J., 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. *Eur. J. Plant Pathol.* 135, 561–580. <https://doi.org/10.1007/s10658-012-0125-z>
- Nizar, S., 2015. Guide pratique d'utilisation de la banane en nutrition. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1625.9923>
- Nuno, L., Ribeiro, V.P., Alcino da Silva, J., 1998. Preliminary studies of Cavendish banana cultivars under the edafoclimatic conditions of Madeira Island. *Acta Hortic.* 490, 85–88.
- Nye, P.H., Tinker, P.B., 1969. The Concept of a Root Demand Coefficient. *J. Appl. Ecol.* 6, 293–300. <https://doi.org/10.2307/2401543>
- Nyombi, K., van Asten, P.J.A., Corbeels, M., Taulya, G., Leffelaar, P.A., Giller, K.E., 2010. Mineral fertilizer response and nutrient use efficiencies of East African highland banana (*Musa* spp., AAA-EAHB, cv. Kisansa). *Field Crops Res.* 117, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.01.011>
- Ogawa, S., Valencia, M.O., Ishitani, M., Selvaraj, M.G., 2014. Root system architecture variation in response to different NH₄⁺ concentrations and its association with nitrogen-deficient tolerance traits in rice. *Acta Physiol. Plant.* 36, 2361–2372. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1609-6>
- Pallas, B., Mialet-Serra, I., Rouan, L., Clément-Vidal, A., Caliman, J.-P., Dingkuhn, M., 2013. Effect of source/sink ratios on yield components, growth dynamics and structural characteristics of oil palm (*Elaeis guineensis*) bunches. *Tree Physiol.* 33, 409–424. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt015>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Sack, L., Blonder, B.,

- Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 64, 715–716. https://doi.org/10.1071/bt12225_co
- Pires, M.V., de Castro, E.M., de Freitas, B.S.M., Souza Lira, J.M., Magalhães, P.C., Pereira, M.P., 2020. Yield-related phenotypic traits of drought resistant maize genotypes. *Environ. Exp. Bot.* 171, 103962. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103962>
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27, 1191–1191. https://doi.org/10.1071/pp99173_co
- Prieto, I., Litrico, I., Violle, C., Barre, P., 2017. Five species, many genotypes, broad phenotypic diversity: When agronomy meets functional ecology. *Am. J. Bot.* 104, 62–71. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600354>
- Proulx, R.A., Naeve, S.L., 2009. Pod Removal, Shade, and Defoliation Effects on Soybean Yield, Protein, and Oil. *Agron. J.* 101, 971–978. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0222x>
- Quénéhervé, P., 2012. Differential responses to plant-feeding nematodes among sibling cultivars of dessert bananas (Cavendish subgroup) and a synthetic hybrid. *Crop Prot.* 6.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rakotomanga, D., 2021. Effet de l'implantation d'une plante de services et des pratiques de gestion de la couverture végétale sur la communauté végétale accompagnatrice de la banane et les services qu'elle y rend (These en préparation). Montpellier, SupAgro.
- Rapetti, M., Dorel, M., 2022. Bunch Weight Determination in Relation to the Source-Sink Balance in 12 Cavendish Banana Cultivars. *Agronomy* 12, 333. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020333>
- Ravasi, R.A., Paleari, L., Vesely, F.M., Movedi, E., Thoelke, W., Confalonieri, R., 2020. Ideotype definition to adapt legumes to climate change: A case study for field pea in Northern Italy. *Agric. For. Meteorol.* 291, 108081. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108081>
- Rey, F., 2002. Rouille argentée des bananes martiniquaises: distribution et méthode de lutte. *Fruits* 57, 3–10. <https://doi.org/10.1051/fruits:2002001>
- Risède, J.-M., Achard, R., Brat, P., Chabrier, C., Damour, G., Guillermet, C., de Lapeyre de Bellaire, Loeillet, D., Lakhia, S., Meynard, P., Tixier, P., Tran Quoc, H., Salmon, F., Côte, F.-X., Dorel, M., 2019. Chapitre 6. La transition agro-écologique des systèmes de culture de bananes Cavendish aux Antilles françaises, in: *La Transition Agro-Écologiques Des Agricultures Du Sud, Agricultures et Défis Du Monde*. p. 368.
- Robinson, J., Galán Saúco, V., 2010. Bananas and Plantains, 2nd ed, Crop Production Science in Horticulture. Cabi.
- Robinson, J.C., Anderson, T., Eckstein, K., 1992. The influence of functional leaf removal at flower emergence on components of yield and photosynthetic compensation in banana. *J. Hortic. Sci.* 67, 403–410. <https://doi.org/10.1080/00221589.1992.11516265>
- Robinson, J.C., Nel, D.J., 1985. Comparative morphology, phenology and production potential of banana cultivars “Dwarf Cavendish” and Williams’ in the Eastern Transvaal lowveld. *Sci. Hortic.* 25, 149–161. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(85\)90086-X](https://doi.org/10.1016/0304-4238(85)90086-X)
- Robinson, J.C., Nel, D.J., Eckstein, K., 1993. A field comparison of ten Cavendish sub-group banana cultivars and selections (Musa AAA) over four crop cycles in the subtropics. *J. Hortic. Sci.* 68, 511–521. <https://doi.org/10.1080/00221589.1993.11516379>
- Ruggiero, C., Angelino, G., 2007. Changes of Root Hydraulic Conductivity and Root/Shoot Ratio of Durum Wheat and Barley in Relation to Nitrogen Availability and Mercury Exposure. *Ital. J. Agron.* 2, 281–290. <https://doi.org/10.4081/ija.2007.281>
- Ryser, P., Wahl, S., 2001. Interspecific Variation in RGR and the Underlying Traits among 24 Grass Species Grown in Full Daylight. *Plant Biol.* 3, 426–436. <https://doi.org/10.1055/s-2001-16460>
- Sebuwufu, G., Rubaihayo, P.R., Blomme, G., 2004. Variability in the root system of East African banana genotypes. *Afr. Crop Sci. J.* 12, 85–93. <https://doi.org/10.4314/acsj.v12i1.27666>

- Semenov, M.A., Stratonovitch, P., 2013. Designing high-yielding wheat ideotypes for a changing climate. *Food Energy Secur.* 2, 185–196. <https://doi.org/10.1002/fes3.34>
- Simane, B., Peacock, J.M., Struik, P.C., 1993. Differences in developmental plasticity and growth rate among drought-resistant and susceptible cultivars of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum). *Plant Soil* 157, 155–166. <https://doi.org/10.1007/BF00011044>
- Simmonds, N.W., 1956. Varietal identification in the Cavendish group of bananas. *J. Hortic. Sci.* 29, 81–86.
- Stevens, B., Diels, J., Brown, A., Bayo, S., Ndakidemi, P.A., Swennen, R., 2020. Banana Biomass Estimation and Yield Forecasting from Non-Destructive Measurements for Two Contrasting Cultivars and Water Regimes. *Agronomy* 10, 1435. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091435>
- Stover, R.H., 1988. Variation and cultivar nomenclature in *Musa*, AAA group, Cavendish subgroup. *Fruits* 43, 353–357.
- Stover, R.H., 1982. 'Valery' and 'Grand Nain' : plant and foliage characteristics and a proposed banana ideotype. *Trop Agric Trinidad* 59, 303–306.
- Strauss, S.Y., Agrawal, A.A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14, 179–185. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)
- Tang, C.Y., 2005. SOMACLONAL VARIATION: A TOOL FOR THE IMPROVEMENT OF CAVENDISH BANANA CULTIVARS, in: *Acta Horticulturae*. International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium, pp. 61–66. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2005.692.6>
- Tardy, F., Damour, G., Dorel, M., Moreau, D., 2017. Trait-based characterisation of soil exploitation strategies of banana, weeds and cover plant species. *PLOS ONE* 12, e0173066. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173066>
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *Eur. J. Agron.* 71, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.08.002>
- Taub, D., 2007. A Meta-analysis of Studies on Plant Growth Rate and Allocation to Roots and Shoots. *Nat. Preced.* <https://doi.org/10.1038/npre.2007.185>
- Tollenaar, M., Lee, E.A., 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res., Impact of Stress Tolerance on Yoeld improvement and Stability: Physiological Investigations from the Field to Gene Level* 75, 161–169. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00024-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00024-2)
- Tollenaar, M., Wu, J., 1999. Yield Improvement in Temperate Maize is Attributable to Greater Stress Tolerance. *Crop Sci.* 39, 1597–1604. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961597x>
- Torres B., J., Sánchez, J.D., Cayón, G., Magnitskiy, S., Darghan, A.E., 2014. Accumulation of dry matter and nitrogen contents in banana "Williams" (*Musa* AAA) plants in Uraba, Colombia. *Agron. Colomb.* 32, 349–357. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v32n3.41797>
- Turner, D., 2003. Factor affecting the physiology of the banana root system. Presented at the Banana Root System: towards a better understanding for its productive management, San José, Costa Rica, pp. 107–113.
- Turner, D.W., Barkjus, B., 1981. Nutrient concentrations in the leaves of a range of banana varieties grown in the subtropics. *Fruits* 36, 217–222.
- Turner, D.W., Fortescue, J.A., Thomas, D.S., 2007. Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). *Braz. J. Plant Physiol.* 19, 463–484. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400013>
- Turner, D.W., Gibbs, D.J., 2018. A functional approach to bunch formation in banana, in: Wageningen University and Research, The Netherlands, Kema, G.H.J. (Eds.), *Burleigh Dodds Series in Agricultural Science*. Burleigh Dodds Science Publishing, pp. 93–116. <https://doi.org/10.19103/AS.2017.0020.11>
- Turner, D.W., Hunt, N., 1984. Growth, yield and leaf nutrient composition of 30 banana varieties in subtropical New South Wales. *Tech. Bull.* 31 Dep. Agric. New South Wales.

- Useche, A., Shipley, B., 2010. Interspecific correlates of plasticity in relative growth rate following a decrease in nitrogen availability. *Ann. Bot.* 105, 333–339.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcp284>
- van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., 2008. Determination of grain number in sorghum. *Field Crops Res.* 108, 259–268. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.06.001>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Volaire, F., Barkaoui, K., Norton, M., 2014. Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *Eur. J. Agron.* 52, 81–89.
<https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.10.002>
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531–539.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Worku, M., Bänziger, M., Schulte auf'm Erley, G., Friesen, D., Diallo, A.O., Horst, W.J., 2012. Nitrogen efficiency as related to dry matter partitioning and root system size in tropical mid-altitude maize hybrids under different levels of nitrogen stress. *Field Crops Res.* 130, 57–67.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.015>
- Zhang, H., Flottmann, S., 2018. Source-sink manipulations indicate seed yield in canola is limited by source availability. *Eur. J. Agron.* 96, 70–76. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.03.005>
- Zhang, H., Turner, N.C., Poole, M.L., Zhang, H., Turner, N.C., Poole, M.L., 2010. Source–sink balance and manipulating sink–source relations of wheat indicate that the yield potential of wheat is sink-limited in high-rainfall zones. *Crop Pasture Sci.* 61, 852–861.
<https://doi.org/10.1071/CP10161>
- Zhou, J., Li, B., Xia, L., Fan, C., Xiong, Z., 2019. Organic-substitute strategies reduced carbon and reactive nitrogen footprints and gained net ecosystem economic benefit for intensive vegetable production. *J. Clean. Prod.* 225, 984–994.
<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.03.191>

ANNEXES

- CARTES D'IMPACTS RACINAIRES
- PLANCHES DE PHOTOS ET DE DESSINS DES CULTIVARS

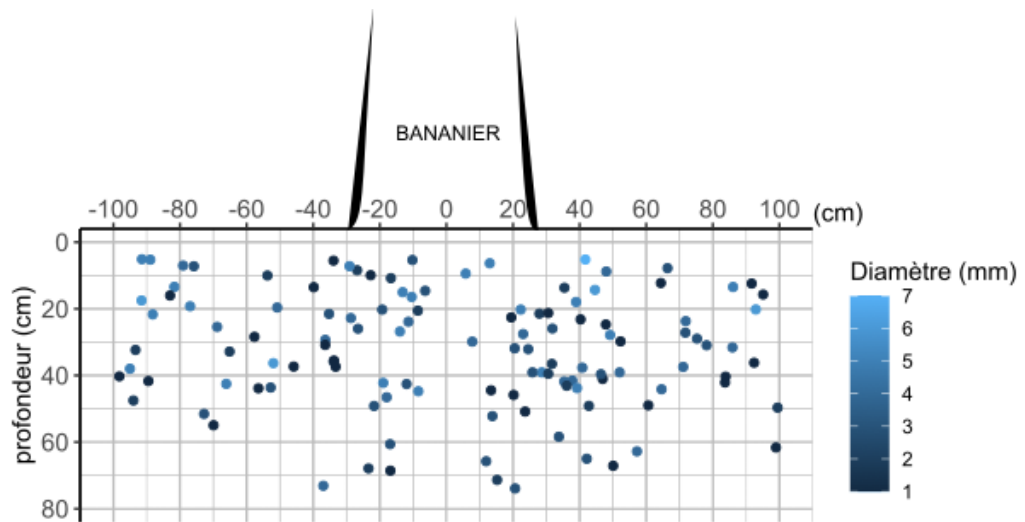
Annexes : Cartes d'impacts racinaires

Les cartes d'impacts racinaires sur profils de sol ont été réalisées sur la parcelle de Neufchâteau, à la fin du second cycle de culture, sur 3 répétitions par cultivar (excepté pour Ame-01 où il n'y a eu que deux répétitions).

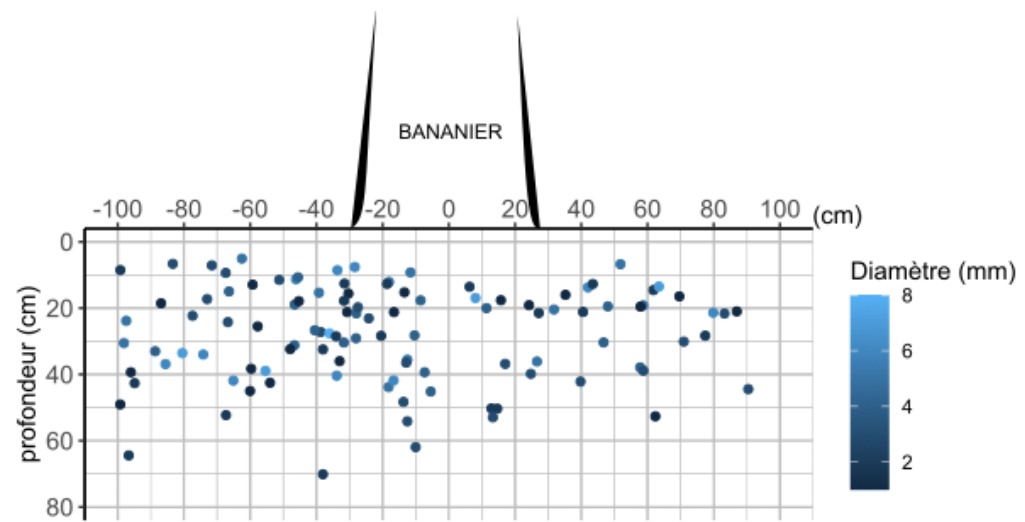
Les mesures et la saisie des données ont été réalisées avec soin par Régis Ramassamy, technicien au Cirad de Neufchâteau (Guadeloupe) et Cyril Truc, stagiaire au Cirad au moment des mesures.

L'ensemble de ces cartes d'impacts sont représentées ci-après.

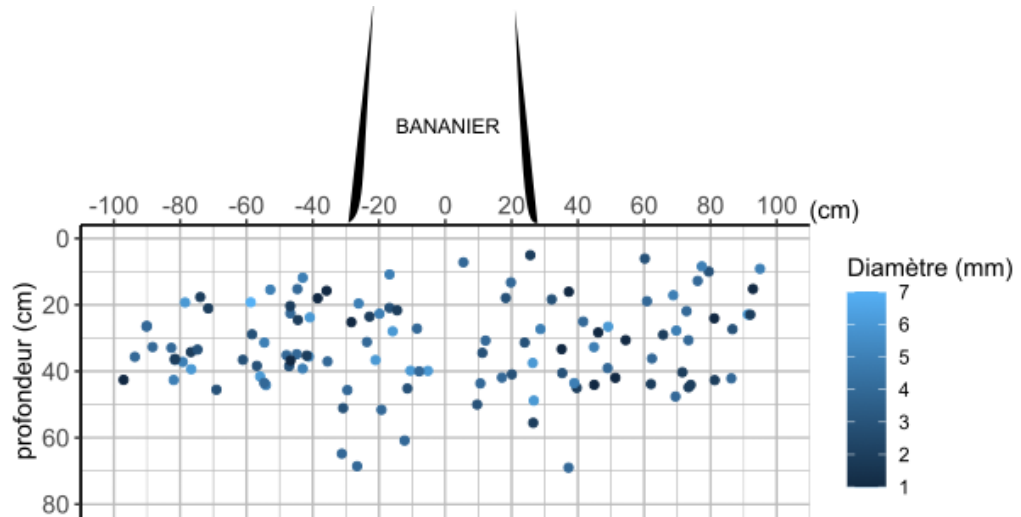
Répétition 1



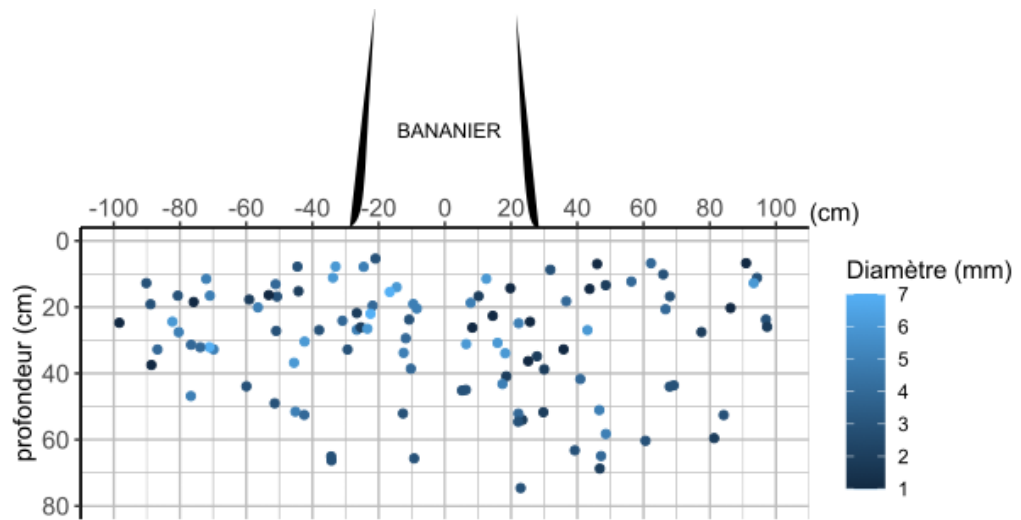
Répétition 2



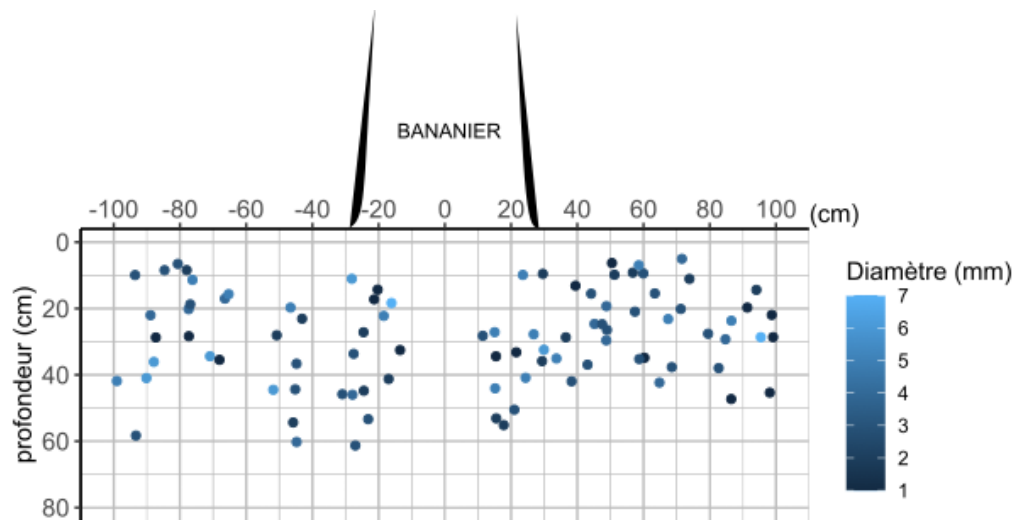
Répétition 1



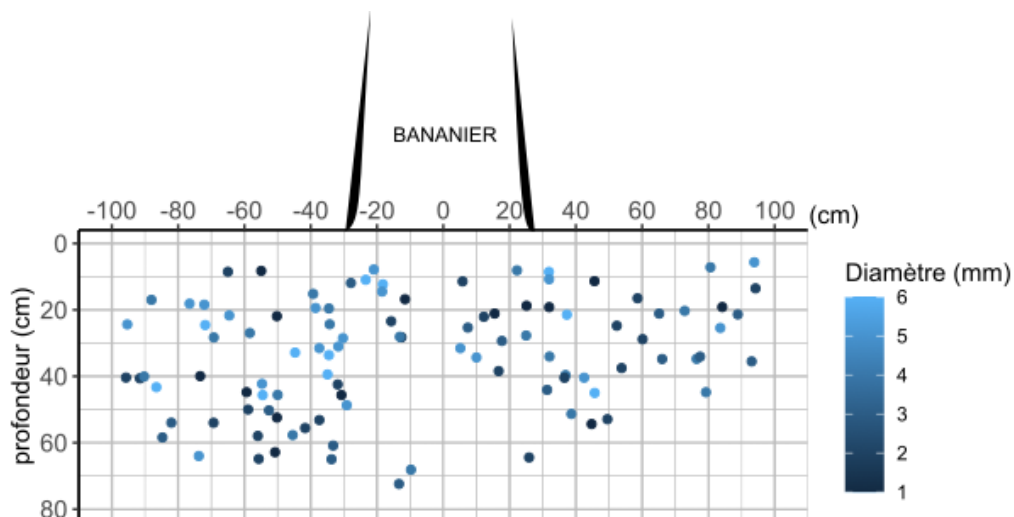
Répétition 2



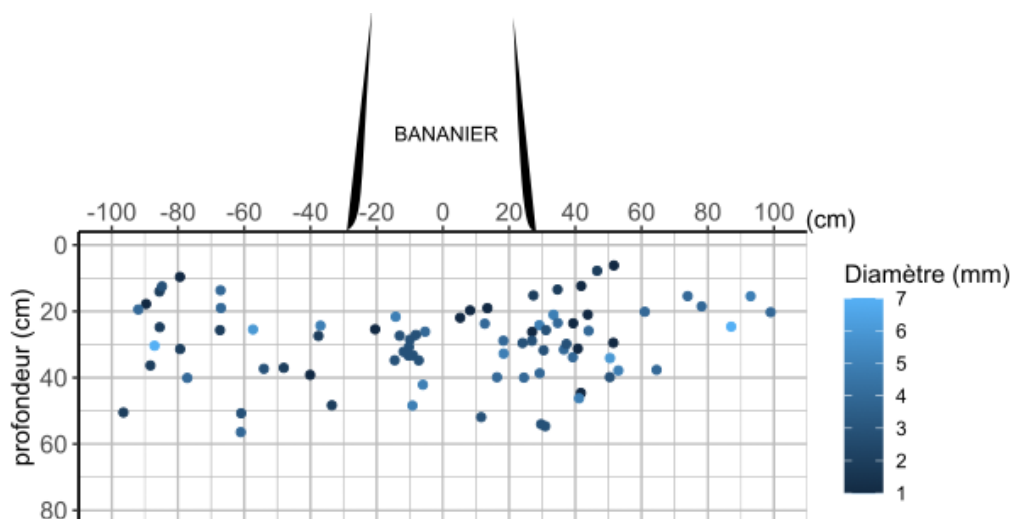
Répétition 3



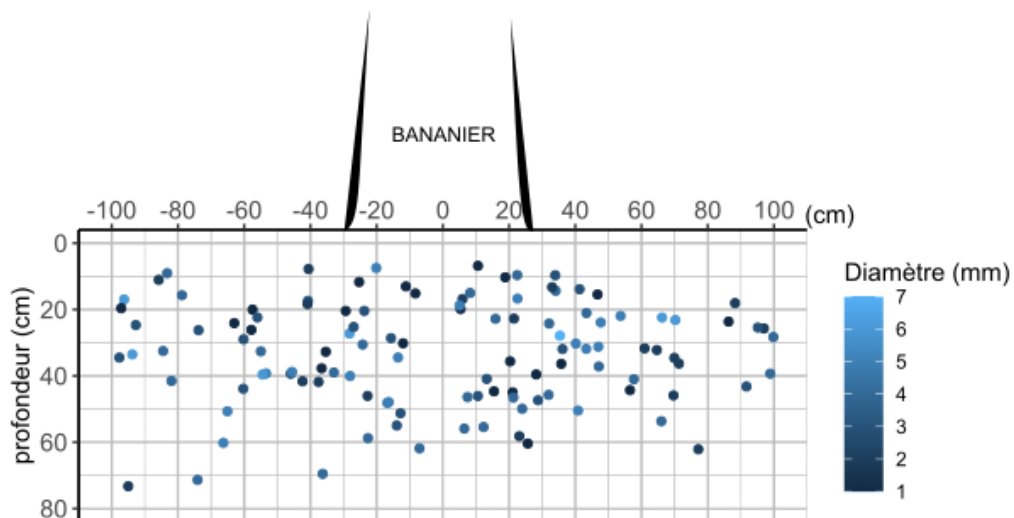
Répétition 1



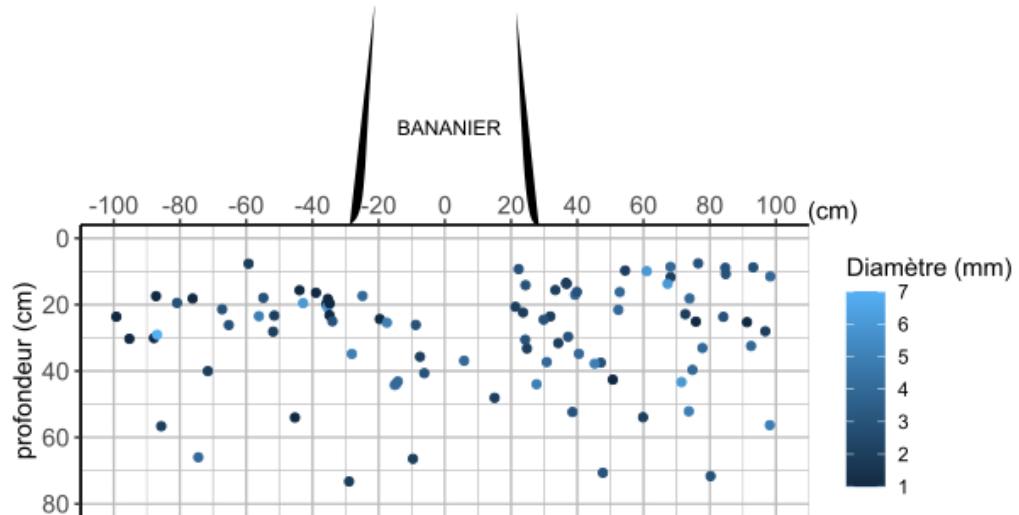
Répétition 2



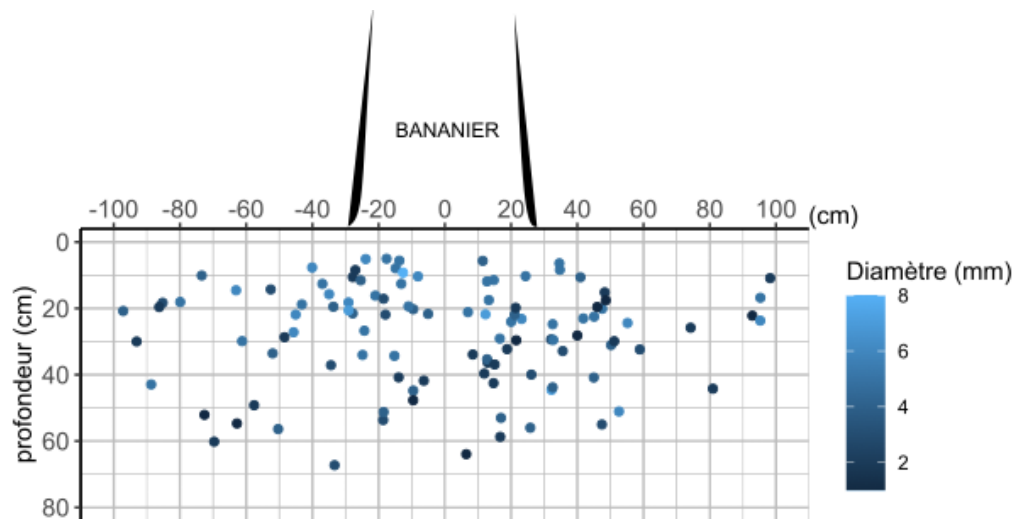
Répétition 3



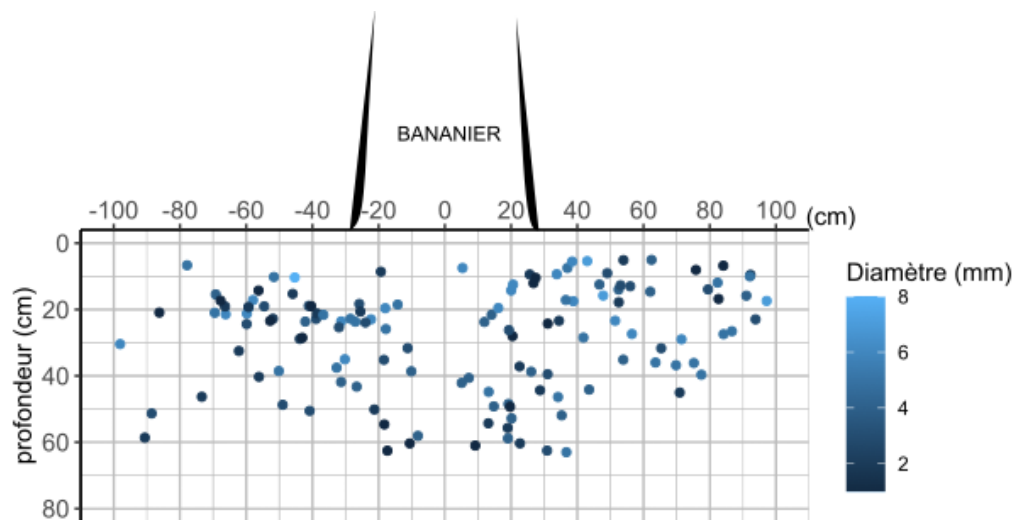
Répétition 1



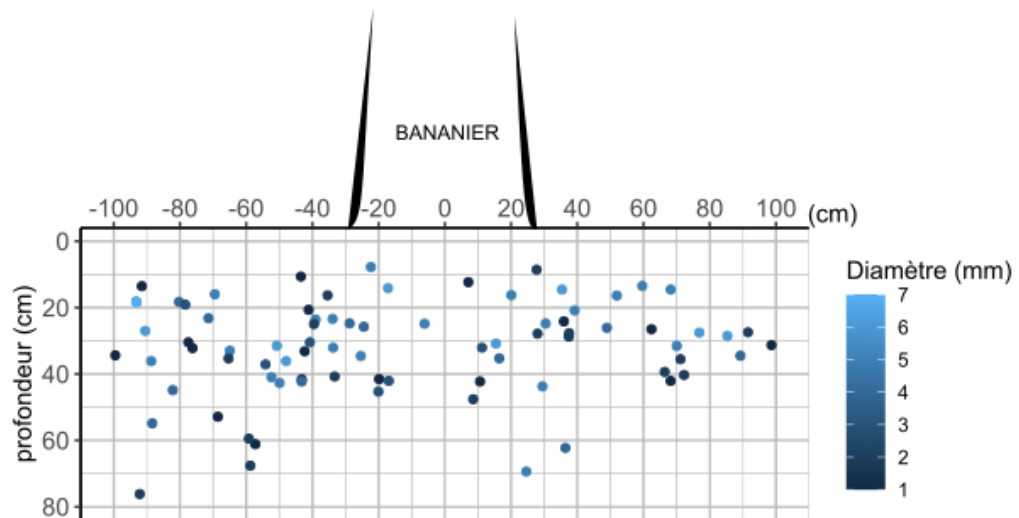
Répétition 2



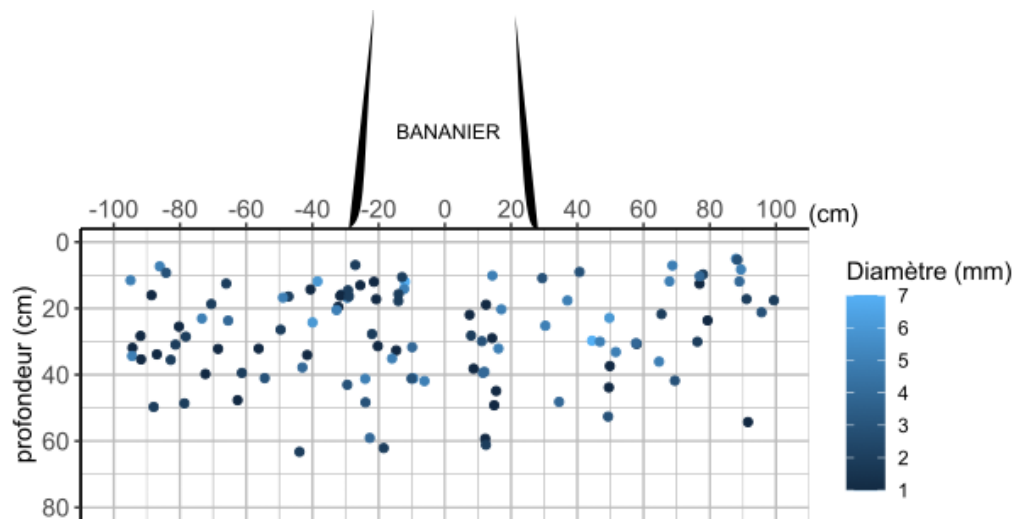
Répétition 3



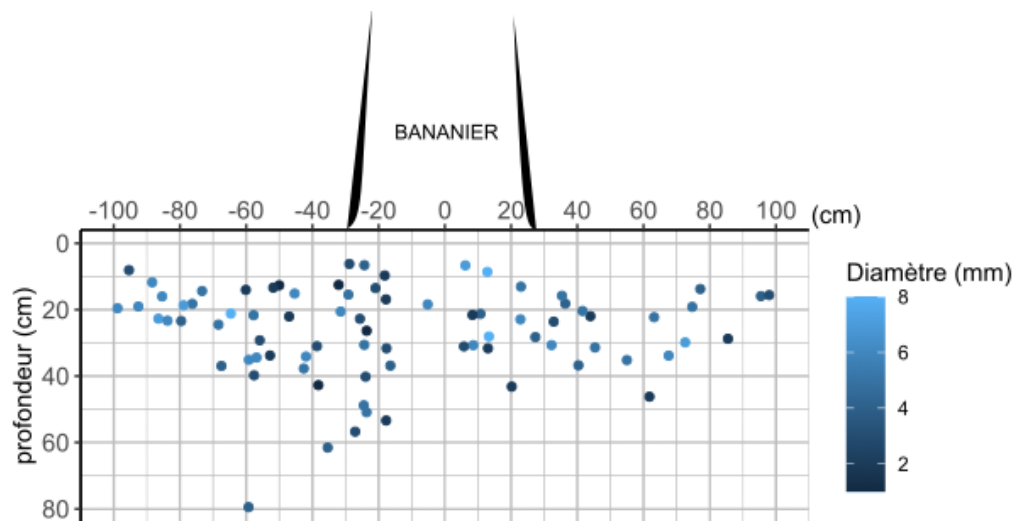
Répétition 1



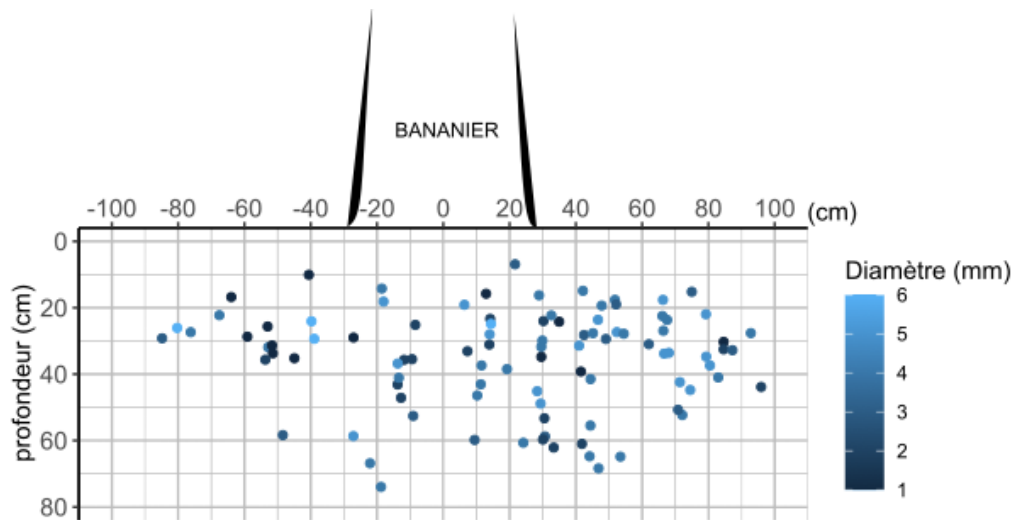
Répétition 2



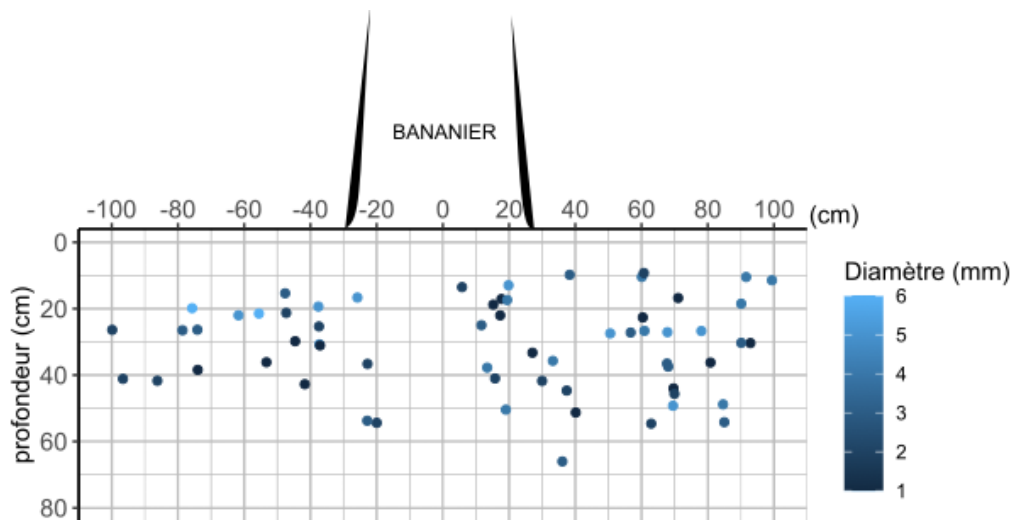
Répétition 3



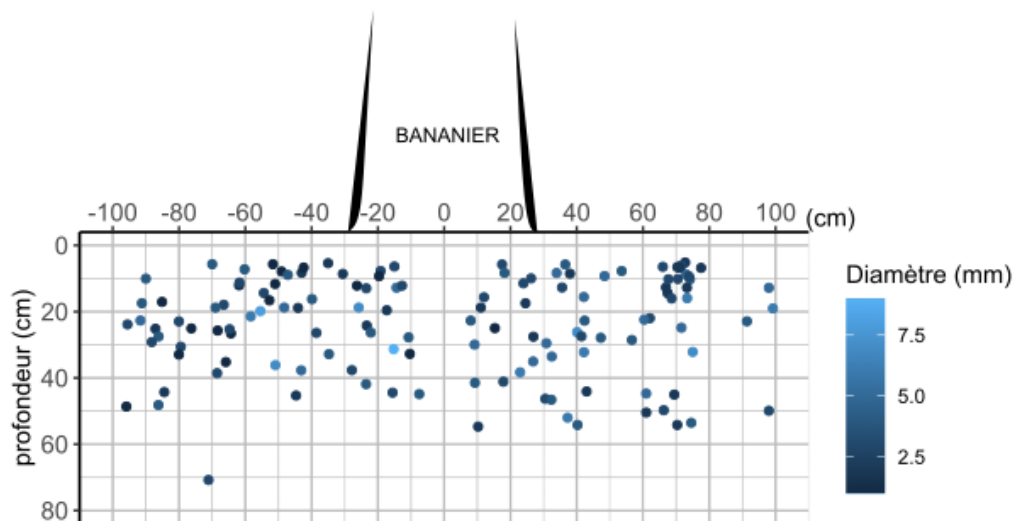
Répétition 1



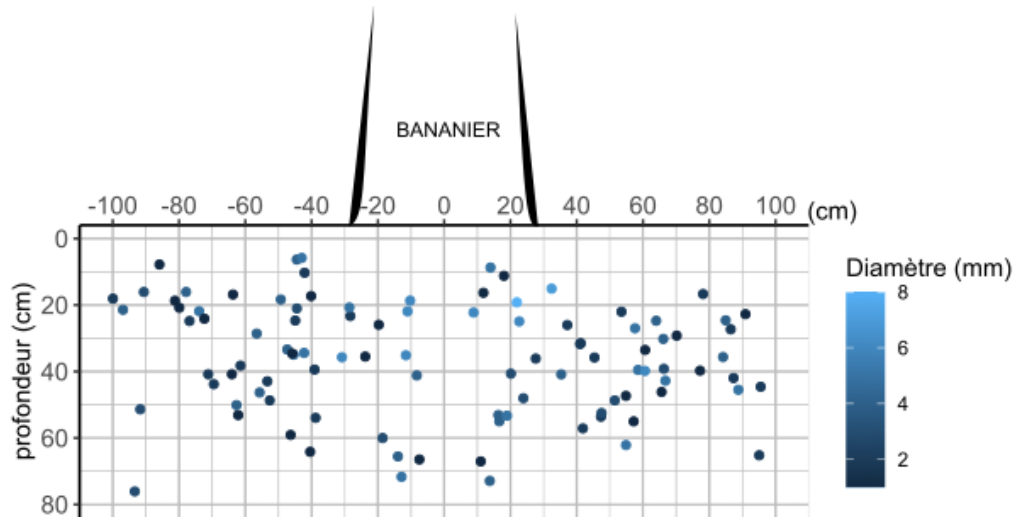
Répétition 2



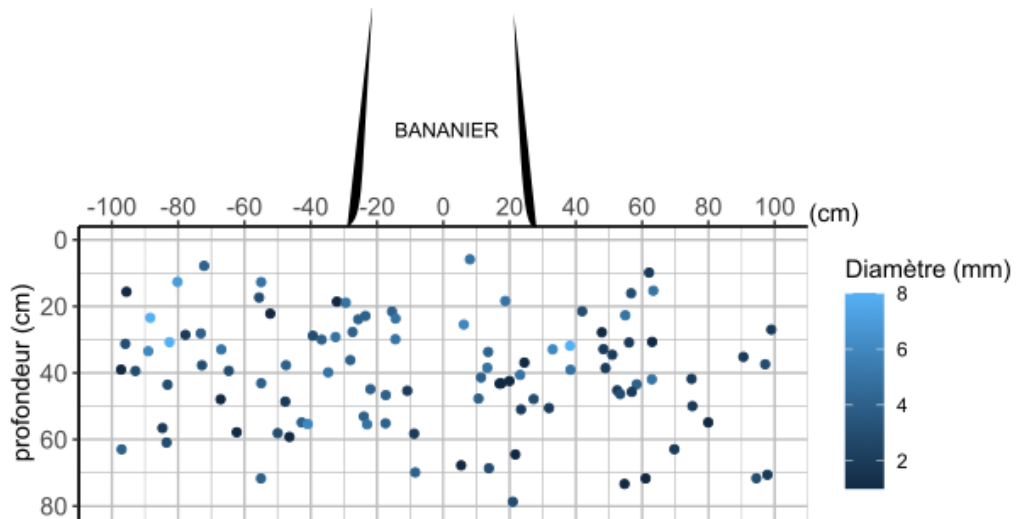
Répétition 3



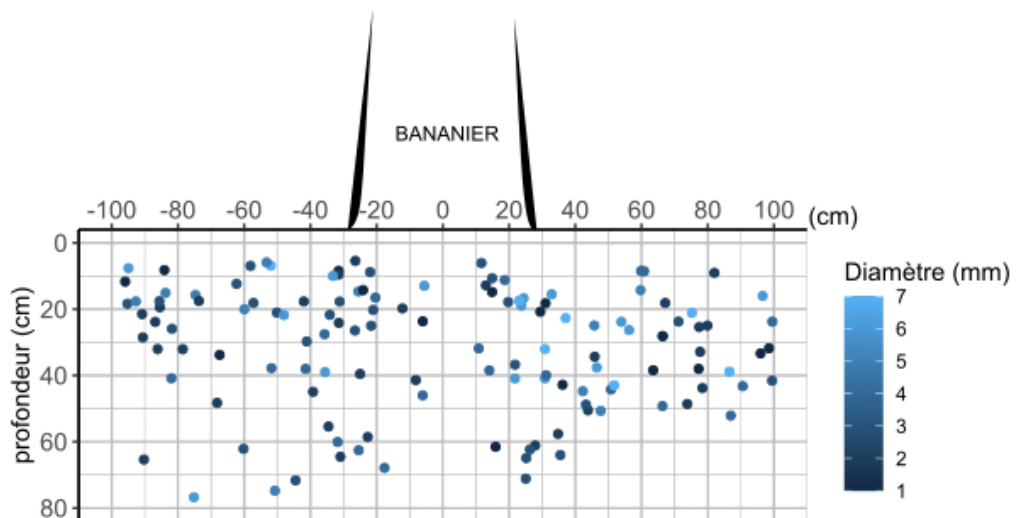
Répétition 1



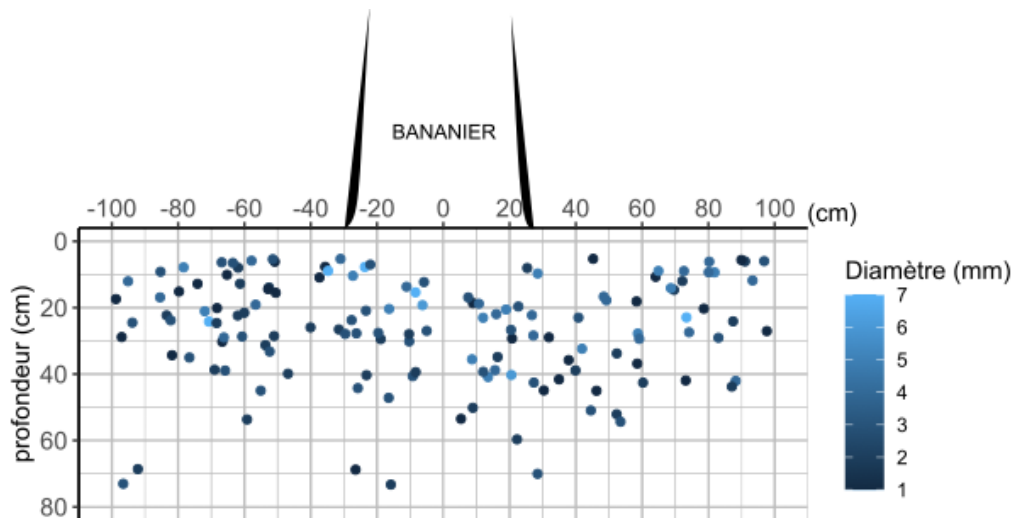
Répétition 2



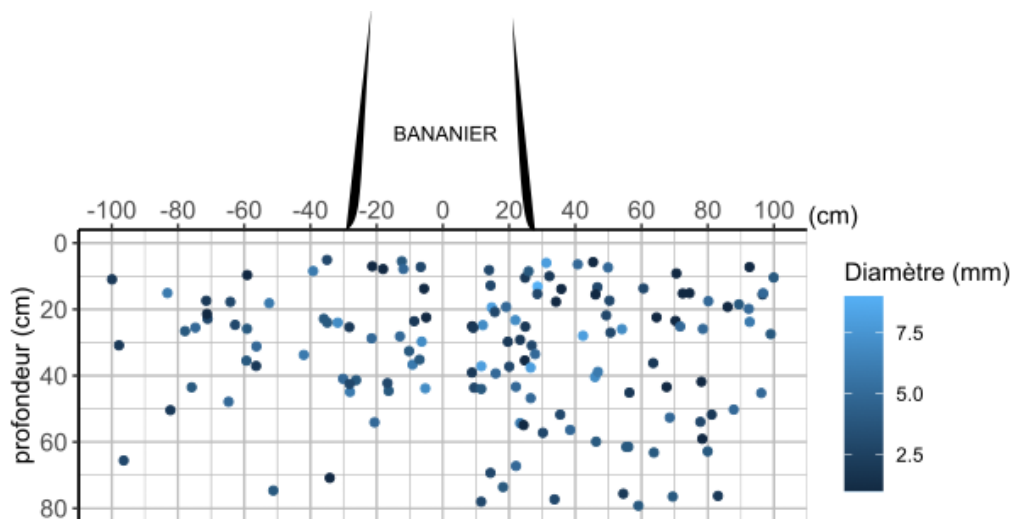
Répétition 3



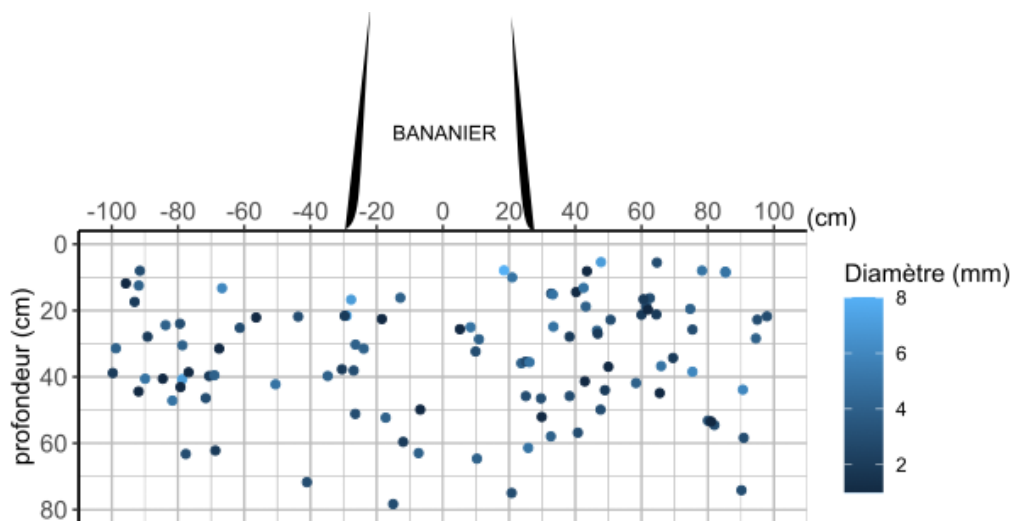
Répétition 1



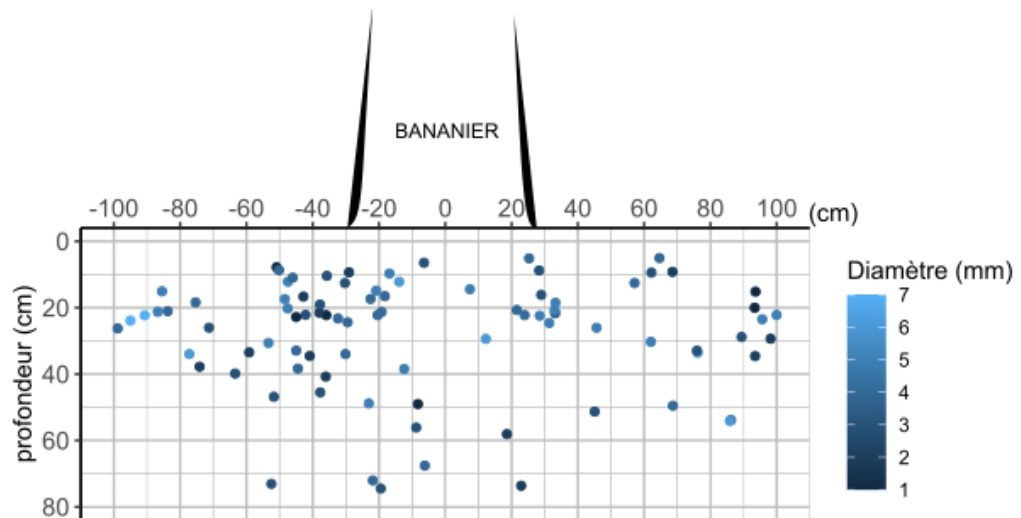
Répétition 2



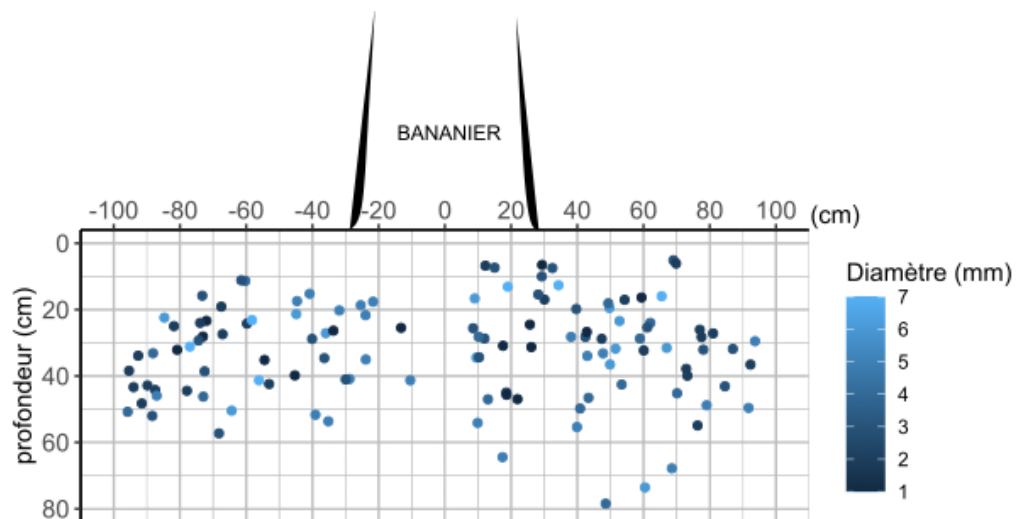
Répétition 3



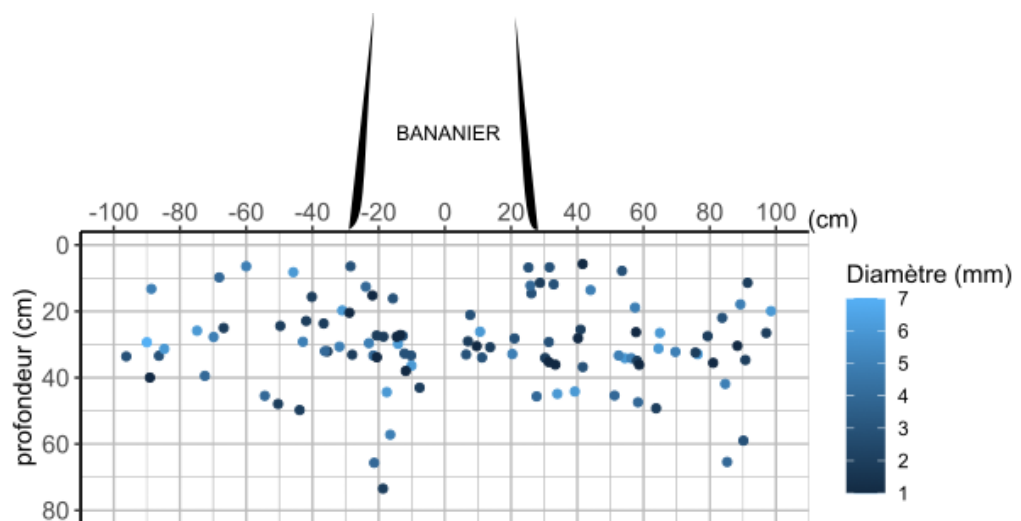
Répétition 1



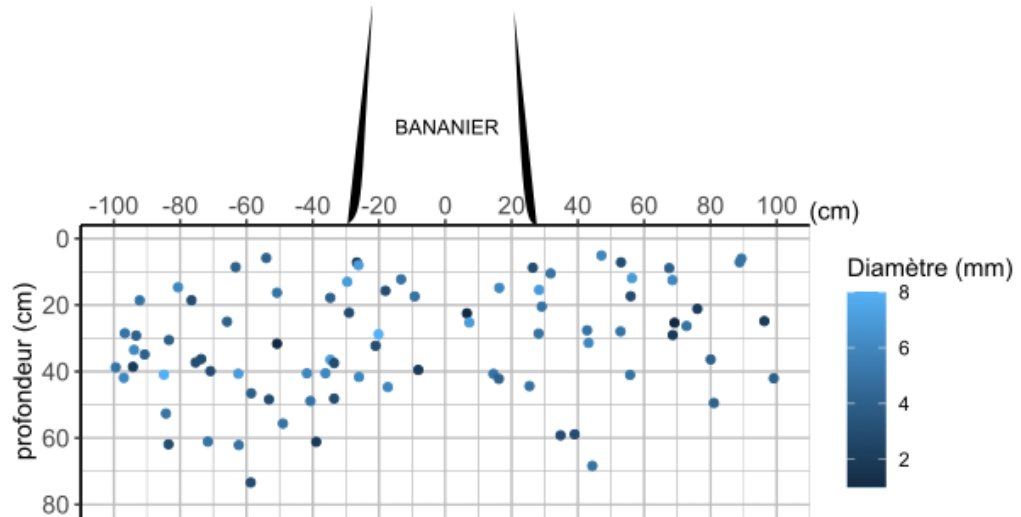
Répétition 2



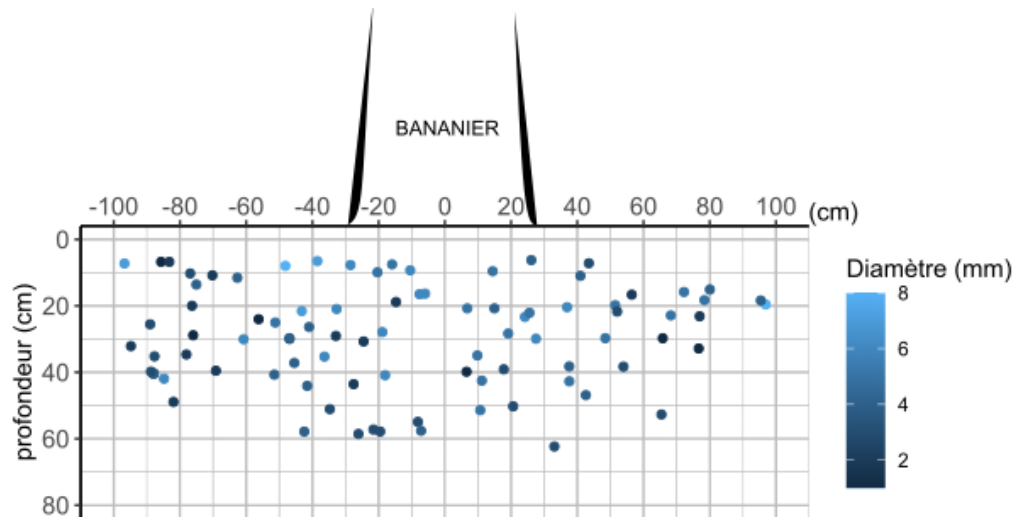
Répétition 3



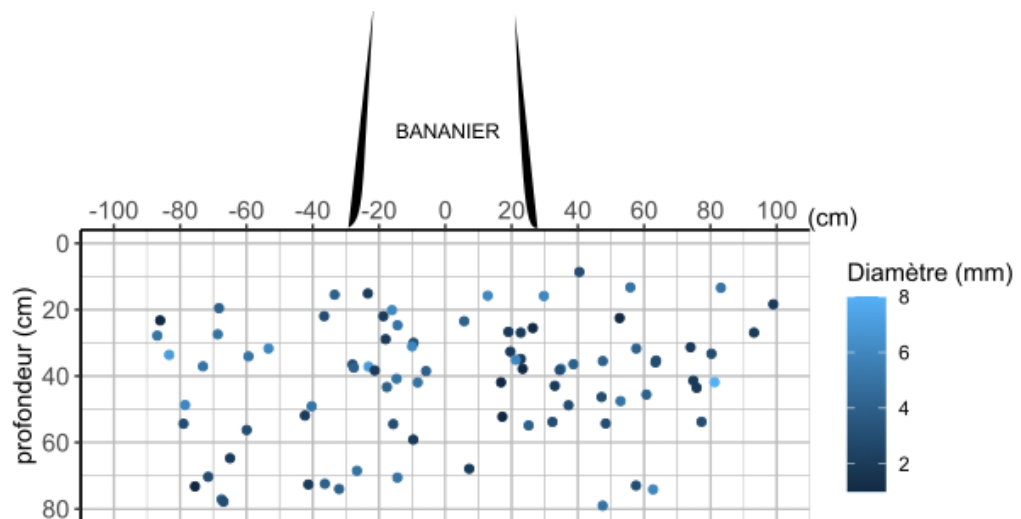
Répétition 1



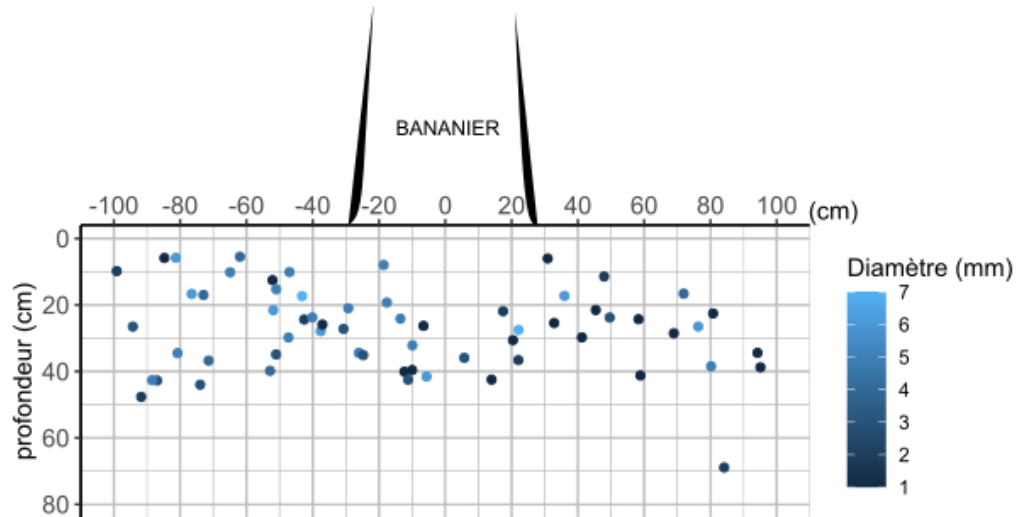
Répétition 2



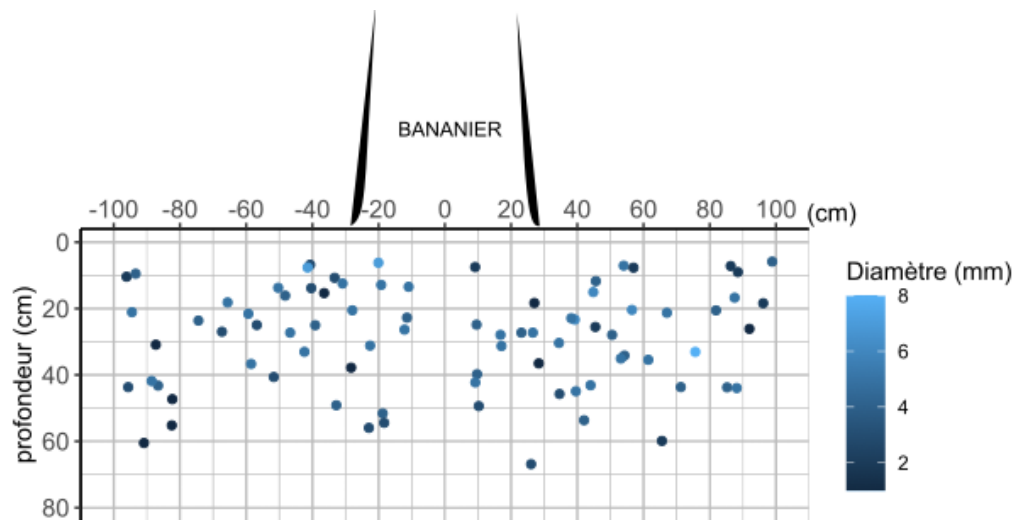
Répétition 3



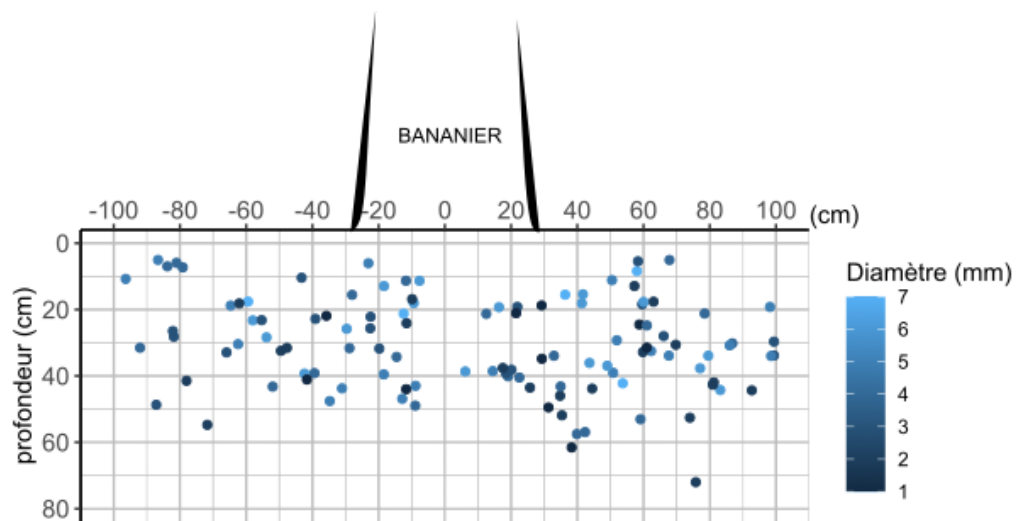
Répétition 1



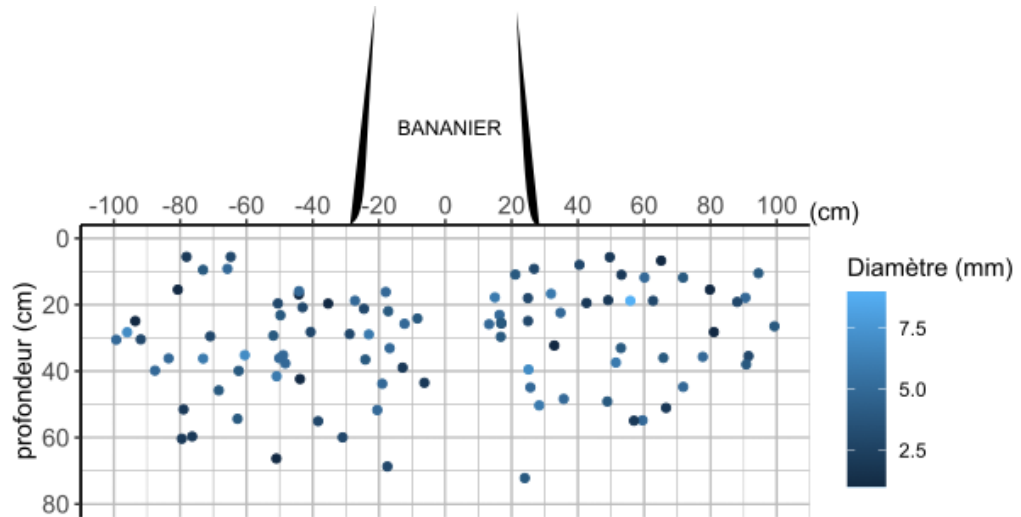
Répétition 2



Répétition 3

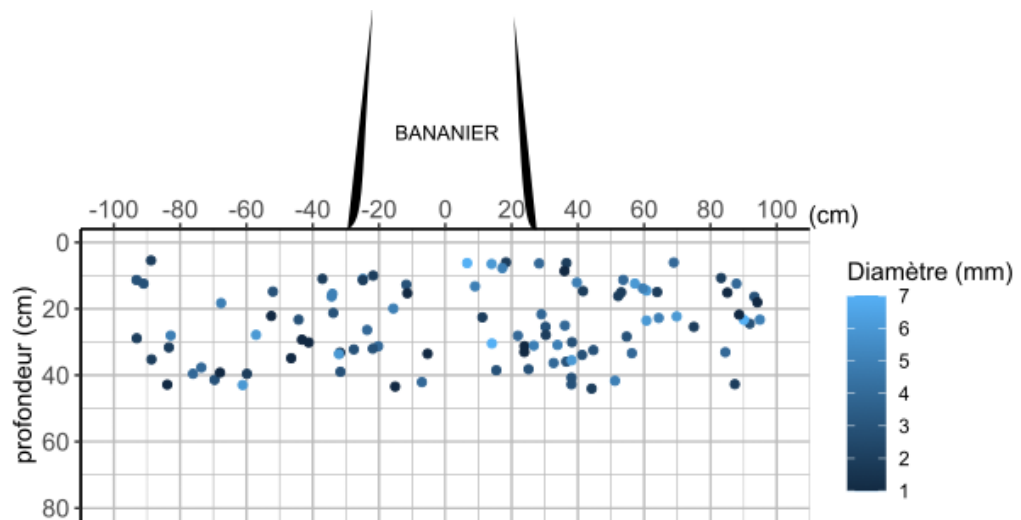


Répétition 1

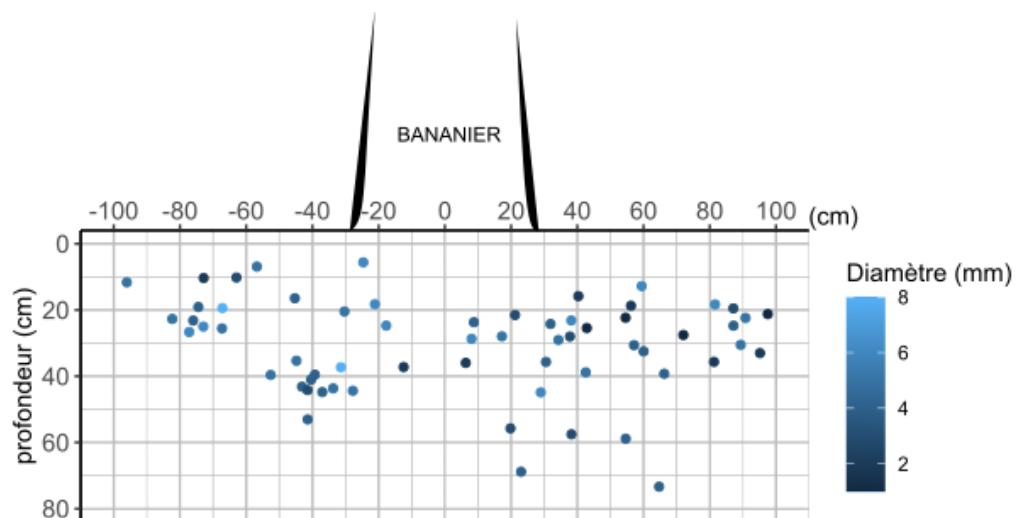


μ

Répétition 2

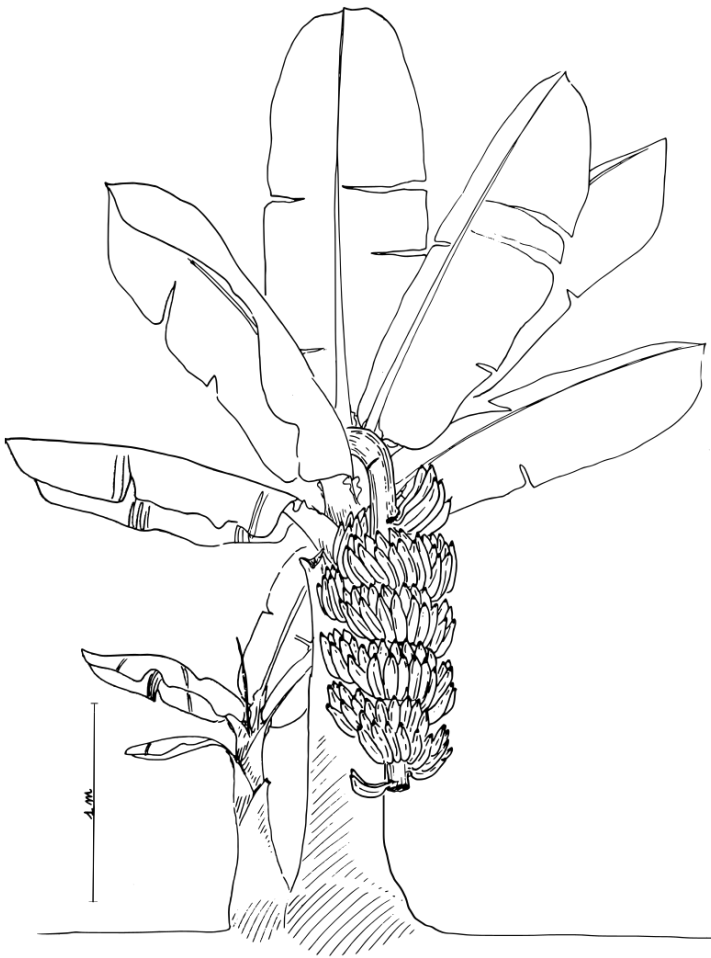


Répétition 3

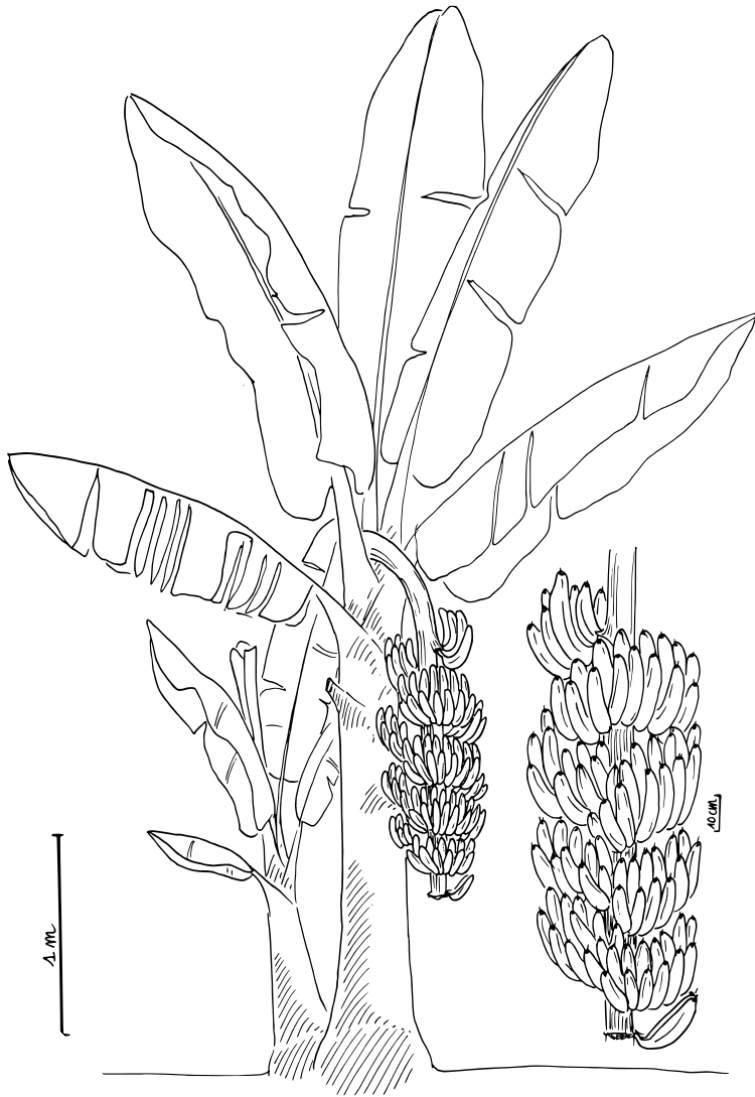


Annexes : Planches de photos et de dessins des cultivars

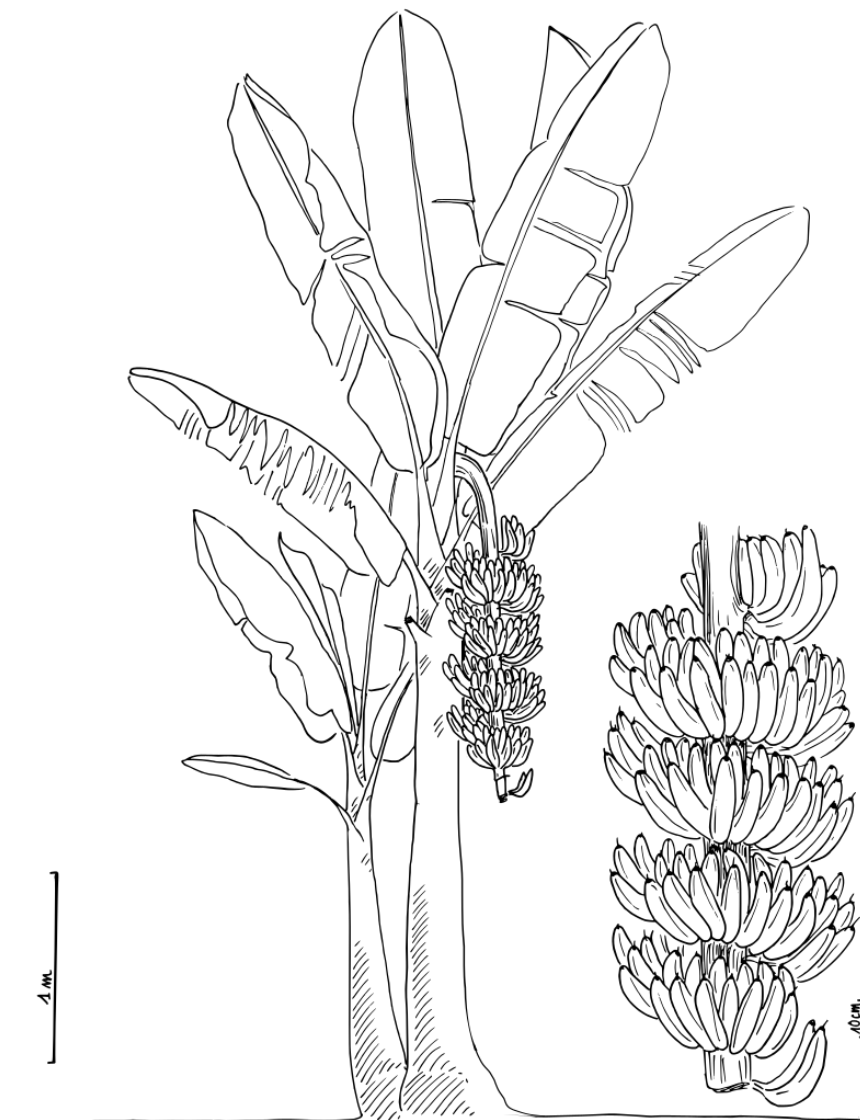
DC-01



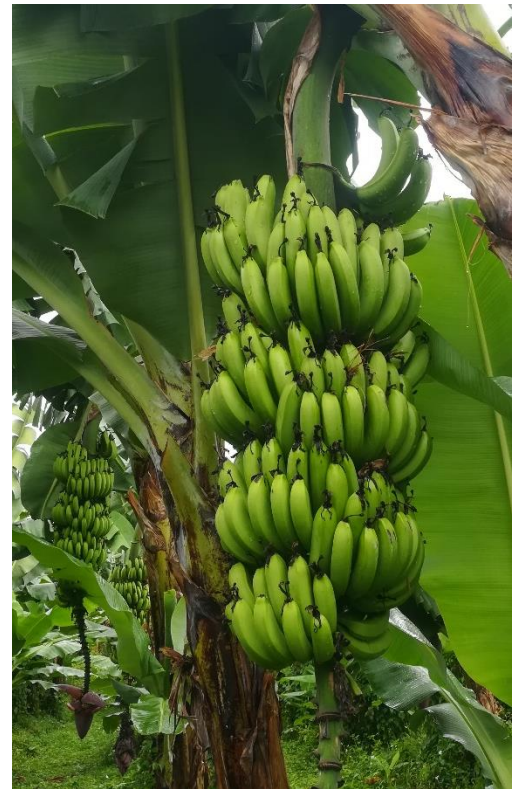
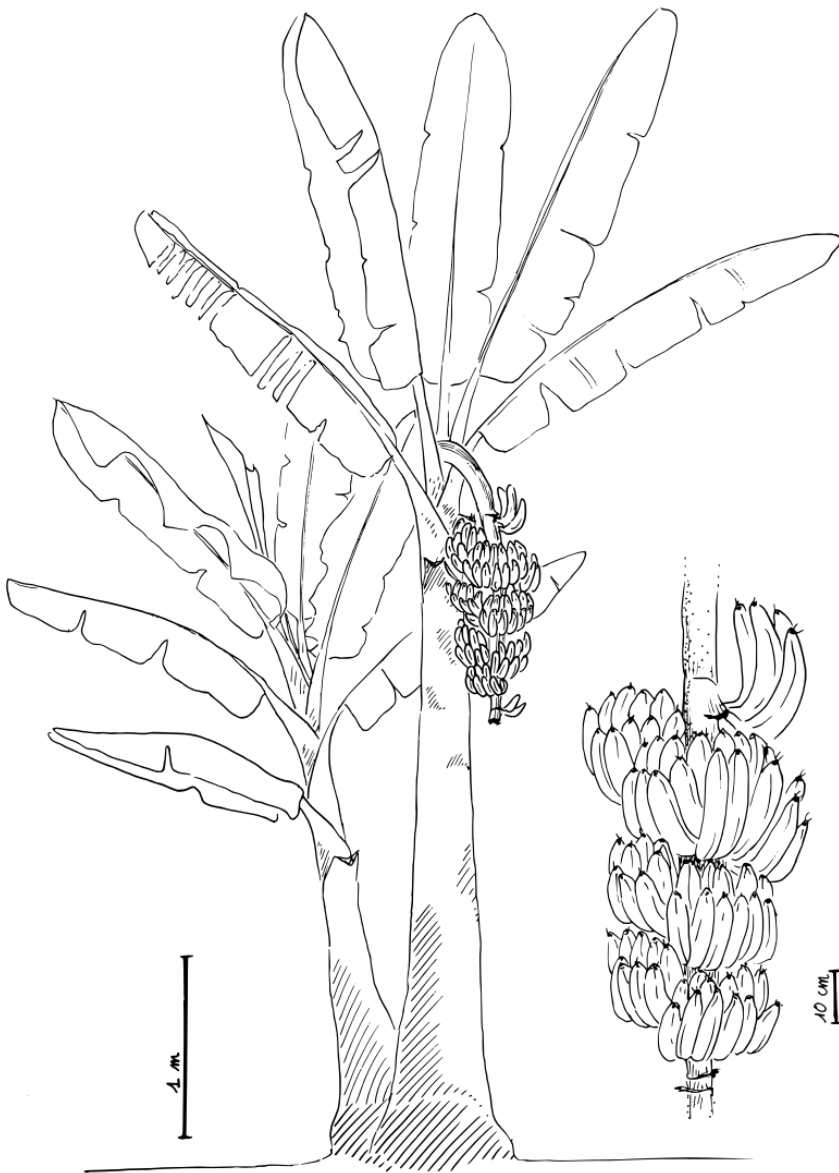
Gua-01



Ame-01



Poyo



Cot-01



Gua-02



Mat-01



Mat-02



Mat-03



Mat-11



Mat-12



Ruby



Résumé

La culture de la banane Cavendish aux Antilles françaises opère une transition agroécologique depuis la fin des années 2000, incluant de nouvelles pratiques culturales pour limiter l'utilisation d'intrants chimiques et apporter de la diversité spécifique dans les systèmes. Parmi ces pratiques, l'effeuillage sévère est pratiqué pour maîtriser la cercosporiose noire du bananier plutôt que d'utiliser des fongicides foliaires ; des plantes de couverture sont utilisées en alternatives aux herbicides dans les parcelles et des engrais organiques riches en azote remplacent les engrais minéraux azotés. Mais ces pratiques peuvent réduire la production photosynthétique et la disponibilité des ressources azotées du sol, et de ce fait rendre les conditions de culture suboptimales. Un des leviers pour maintenir une performance agronomique satisfaisante malgré ces conditions suboptimales serait d'utiliser des cultivars adaptés à ces conditions de culture.

Dans cette thèse, nous proposons d'utiliser une approche par traits fonctionnels pour caractériser une gamme de 12 cultivars de Cavendish issus du catalogue de Vitropic sur leur performance agronomique avec un effeuillage sévère et avec des ressources azotées limitées. Pour répondre à cet objectif nous supposons que des traits associés aux relations source-puits et à l'acquisition des ressources azotées permettraient de prédire la performance agronomique des cultivars avec un effeuillage sévère et avec des ressources azotées limitées. Nous avons, d'une part, mesuré les traits sur les cultivars dans un essai aux conditions de culture non limitantes, et d'autre part, mesuré la performance agronomique des bananiers dans quatre parcelles aux itinéraires techniques contrastés par la sévérité de l'effeuillage et par la disponibilité en azote. Nous avons ensuite comparé les valeurs des traits des cultivars avec leur performance dans les différentes parcelles pour valider ou rejeter les traits.

Nous avons obtenu des valeurs de traits différentes entre les cultivars, suggérant des différences de rapport source-puits et des capacités d'acquisition des ressources azotées. Nous avons également mesuré des différences de variation des poids de régime entre les cultivars, en réponse à une diminution de la production photosynthétique, liées au nombre de fruit par régime. En effet, DC-01, un cultivar possédant beaucoup de fruits, a été le plus sensible à une diminution de la production photosynthétique. A l'inverse, Poyo, un cultivar possédant moins de fruits par régime, a maintenu son poids du régime malgré une diminution de la production photosynthétique. Enfin, nous avons observé des différences de stabilité des rendements entre les cultivars. Dans nos essais, Ruby et Mat-12 ont maintenu le même rendement malgré un effeuillage sévère et Gua-02 a obtenu le meilleur comportement avec des ressources azotées limitées. Cependant, nos essais n'ont pas permis de valider les traits fonctionnels pour prédire les performances agronomiques avec un effeuillage sévère et avec des ressources azotées limitées. Néanmoins, la méthode d'évaluation variétale que nous avons utilisée est prometteuse pour la sélection de bananiers et pourrait être développée pour d'autres critères de sélection. A partir de nos résultats, pour chaque cultivar, nous avons établi des conseils d'utilisation, en proposant des itinéraires techniques auxquels le cultivar serait le plus adapté.

Abstract

Cavendish banana cultivation in the French West Indies has been undergoing an agro-ecological transition since the end of the 2000's, with the use of new cultural practices to reduce the use of chemical inputs and bring specific diversity in the system. Among these practices, severe deleafing is used to control black Sigatoka instead of applying foliar fungicides; live mulch is cropped for weed management instead of herbicides application and organic nitrogen-rich fertilizers are replacing mineral nitrogen-rich fertilizers. However, those practices can reduce photosynthetic production and soil nitrogen availability, and thus induce suboptimal cropping conditions. One of the levers to maintain satisfactory agronomic performances despite these suboptimal cropping conditions would be to cultivate cultivars adapted to these conditions.

In this thesis, we used a trait-based approach to characterize a range of 12 Cavendish cultivars from the Vitropic brochure on their agronomic performance under severe deleafing and nitrogen shortage. To meet this aim, we hypothesized that traits associated with source-sink balance and nitrogen resource acquisition would be good predictor of the agronomic performance of cultivars with severe deleafing and nitrogen shortage. On one hand, we measured the traits on the cultivars in non-limiting cropping conditions, and on the other hand, we assessed the agronomic performance of the cultivars in four plots with contrasting itineraries in term of deleafing severity and of nitrogen availability. Then, we compared the trait values of the cultivars with their performance in the different plots to validate or reject the traits.

We obtained different trait values between cultivars, suggesting differences in source-sink ratio and capacity in nitrogen acquisition. We also observed differences in bunch weight variation between cultivars, in response to a decrease in photosynthetic production, related to the fruit number per bunch. Indeed, DC-01, a cultivar with a high fruit number, was the most sensitive to a decrease in photosynthetic production. Conversely, Poyo, a cultivar with small fruit number, maintained its bunch weight despite a decrease in photosynthetic production. Finally, we observed differences in yield stability between cultivars, as Ruby and Mat-12 maintained the same yield despite severe deleafing and as Gua-02 exhibited the highest yield with nitrogen shortage. However, our trials did not allow to validate the traits as good predictors for agronomic performance under severe deleafing and nitrogen shortage. Nevertheless, the varietal evaluation method we used is promising for banana selection and could be developed for other selection criteria. From our results, for each cultivar, we have established advice for use, and proposed technical itineraries for which the cultivar would be the most adapted.