

LES CERCOSPORIOSES DES BANANIERS ET PLANTAINS : ÉLÉMENTS SUR LA BIOLOGIE DES INTERACTIONS ET LES STRATÉGIES DE LUTTE

XAVIER MOURICHON

Laboratoire de pathologie végétale, CIRAD–FLHOR, Montpellier

Résumé

*Les bananiers et plantains doivent faire face dans les zones de production inter-tropicales à de nombreuses menaces parasitaires. Parmi celles-ci, la maladie de Sigatoka (cercosporiose jaune) causée par *Mycosphaerella musicola* (*Cercospora musae*) et surtout la maladie des raies noires, MRN (ou cercosporiose noire), causée par *M. fijiensis* (*C. fijiensis*) constituent l'un des principaux facteurs limitants de la culture bananière dans le monde. Nous rappellerons au cours de cet exposé les caractéristiques principales de ces deux maladies :*

- 1 - éléments de taxonomie et distribution géographique;*
- 2 - variabilité des populations pathogènes;*
- 3 - biologie des interactions hôte-parasite;*
- 4 - sensibilité variétale et amélioration génétique pour la résistance à la MRN.*

Il sera plus précisément rappelé, d'une part, les connaissances acquises sur l'action de certaines composantes du climat sur le développement parasitaire et, d'autre part, les bases des stratégies de lutte raisonnée sur avertissement (bases climatiques et biologiques).

Introduction

Les qualités nutritionnelles du fruit des bananiers cultivés en font un aliment de base des populations de nombreux pays de la zone intertropicale. Ainsi, la banane, que nous trouvons sur nos tables (« banane d'exportation »), ne représente que 12 % de la production mondiale. La majeure partie de cette production n'est pas exportée par les pays producteurs, mais elle est consommée localement. Globalement, on peut ranger les bananes en deux catégories :

- les bananes consommées crues (bananes « dessert », 45 millions de tonnes) dans lesquelles on trouve les bananes d'exportation (9 millions de tonnes) ;
- les bananes consommées cuites (« bananes à cuire » ou bananes « légume », 27 millions de tonnes).

Comme toutes les plantes cultivées, le bananier doit faire face à de multiples menaces parasitaires. Ces contraintes parasitaires peuvent être exercées par des agents pathogènes de diverses origines. Dans le cas de la production bananière, les menaces les plus importantes sont le fait de champignons (*Mycosphaerella fijiensis*, *Mycosphaerella musicola* et *Fusarium oxysporum* var. *cubense*), de nématodes (*Radopholus similis*, *Hélicotylenchus multisetus* et les espèces *Meloidogyne*), de virus (le virus du bunchy top et ceux des mosaïques), d'une bactérie (certaines lignées pathogènes de *Pseudomonas solanacearum*) ou du charançon (*Cosmopolites sordidus*). Les cercosporioses, maladies foliaires dues à *M. fijiensis* et *M. musicola*, sont l'un des principaux facteurs limitants de la culture bananière dans le monde. Ces deux espèces sont présentes dans toutes les zones de production situées entre les deux tropiques (MOURICHON et FULLERTON, 1990).

La maladie des raies noires, MRN, (ou cercosporiose noire), due à *M. fijiensis* est d'apparition plus récente (RHODES, 1964) que la maladie de Sigatoka, MS, (ou cercosporiose jaune) due à *M. musicola*, connue et étudiée depuis longtemps. *M. fijiensis* présente une activité parasitaire supérieure à *M. musicola*. Ainsi, non seulement l'évolution de la maladie est plus rapide sur les cultivars déjà sensibles à *M. musicola*, mais son spectre d'hôtes est beaucoup plus large. Les productions de bananes à cuire (productions vivrières en cultures villageoises ou associées), épargnées par *M. musicola*, sont aujourd'hui gravement menacées par la maladie des raies noires.

Quelques généralités sur *Mycosphaerella fijiensis* : éléments de taxonomie, et distribution géographique

Mycosphaerella fijiensis Morelet, responsable de la maladie des raies noires, est un champignon ascomycète appartenant à la famille des *Mycosphaerellaceae*. Il est hétérothallique et présente une forme imparfaite *Cercospora fijiensis* décrite récemment comme *Pseudocercospora fijiensis* (MORELET) DEIGHTON (DEIGHTON, 1979). Cette

forme asexuée permet, grâce à la morphologie des conidiophores et des conidies, de le distinguer de l'autre espèce : *Cercospora musae* ou *Paracercospora musae* (Zimm) DEIGHTON (DEIGHTON, 1979), agent de la maladie de Sigatoka.

M. fijiensis, comme *M. musicola*, est strictement inféodé au genre *Musa*. Il se distingue de l'espèce *M. musicola* par une activité parasitaire très supérieure lui permettant de s'attaquer avec succès à un spectre plus large de variétés de bananiers, plantains et autres bananes à cuire (AAB, ABB).

Cette espèce est aujourd'hui en pleine expansion et remplace progressivement *M. musicola* dans la plupart des zones de production (MOURICHON et FULLERTON, 1990). La maladie des raies noires a été décrite pour la première fois aux îles Fidji (RHODES, 1964). Elle a, ensuite, été observée dans le Pacifique et le Sud-Est asiatique (Hawaï, Philippines, Sud de la Malaisie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Australie). La plus récente introduction dans cette zone concerne l'Australie en 1983. Sur le continent africain, *M. fijiensis* est décrit d'abord en Zambie en 1973, puis s'est répandu dans plusieurs pays d'Afrique (Afrique de l'Est, Afrique centrale et Afrique de l'Ouest). Un développement rapide de cette maladie a été observé en Amérique latine où *M. fijiensis* décrit pour la première fois au Honduras en 1972, est aujourd'hui présent depuis le Sud du Mexique jusqu'en Equateur.

Cas particulier des productions d'altitudes

Classiquement, dans les zones de basses altitudes où est déjà présente l'espèce *M. musicola*, l'extension de *M. fijiensis* conduit, dans un premier temps, à une période de coévolution des deux espèces sur le même hôte, suivie par un remplacement de *M. musicola* par *M. fijiensis*. Toutefois, l'activité parasitaire de *M. fijiensis* (durée d'évolution des symptômes, sporulation...) diminue progressivement avec son front de progression en altitude, la MS se maintenant, ainsi, dans les seules régions d'altitude (MOURICHON et FULLERTON, 1990; MOULIOM PEFOURA et MOURICHON, 1990; FOURÉ et LESCOT, 1988). Des études en conditions contrôlées ont permis de déceler des différences de comportements importantes vis-à-vis des basses températures entre les deux espèces, et notamment, une plus forte sensibilité de *M. fijiensis* aux températures inférieures à 20 °C, d'où l'hypothèse selon laquelle le facteur température pourrait jouer un rôle majeur dans le développement de la MRN en zones d'altitude.

Sexualité et diversité des populations pathogènes

L'étude des populations pathogènes à l'aide de marqueurs génétiques montre l'existence d'une diversité génétique très importante notamment chez *M. fijiensis*. (CARLIER *et al.*, 1994). Deux caractéristiques biologiques doivent avoir un effet déterminant sur la structure de ces parasites :

- présence d'une forme parfaite, hétérothallique, très développée; ce facteur est connu pour être un facteur important de diversité;
- capacités de dispersion élevées, augmentant d'autant les flux de gènes entre populations.

Biologie des interactions

Les ascospores et les conidies des deux espèces *M. fijiensis* et *M. musicola* constituent le potentiel d'inoculum responsable de graves épidémies. La dissémination de *M. fijiensis* sur de longues distances est plutôt assurée par les ascospores qui sont chez cette espèce la principale source d'inoculum. Les différentes étapes de l'infection (pollution, germination, développement épiphyllé, pénétration stomatique) sont sous le contrôle de conditions abiotiques (vent, rosée, pluie, évaporation, température) dont le rôle est aujourd'hui bien connu (MEREDITH et LAURENCE, 1970; STOVER, 1970, 1972, 1980; BRUN, 1963; GANRY et LAVILLE, 1983; FOURÉ et MOREAU, 1992).

Après une période d'incubation, variable selon les génotypes hôtes, les symptômes de la maladie des raies noires apparaissent sur les feuilles en présentant des stades de développement bien caractéristiques (FOURÉ, 1982) :

Stade 1 – Le premier symptôme est un petit point brun rouge de 0,25 mm de diamètre environ, visible sur la face inférieure de la feuille.

Stade 2 – Ce point s'allonge et s'élargit pour former un tiret, parallèle aux nervures secondaires, mesurant 2 mm de longueur sur 1 mm de largeur.

Stade 3 – Le tiret continue de s'allonger et change de couleur devenant brun foncé à noir. A ce stade, il est bien visible à la face supérieure de la feuille.

Stade 4 – Le tiret s'élargit en une tâche elliptique entourée d'une zone marron clair.

Stade 5 – Le centre noir de la tâche se déprime, la bordure devient plus nette et s'entoure d'un halo jaunâtre.

Stade 6 – Le stade ultime d'infection est une tâche elliptique grise, bordée d'un anneau noir étroit et entourée d'un halo jaune vif.

Dans le cas d'une attaque très violente, on peut ne pas observer tous ces stades. Une forte densité de stade 2 sur le limbe peut provoquer, par coalescence, l'apparition de plages nécrotiques et le dessèchement rapide de la feuille.

Des techniques d'inoculation expérimentale sur plantules ont été mises au point (MOURICHON *et al.*, 1987). Elle permettent, d'une part, d'étudier en conditions contrôlées de laboratoire certains aspects du processus infectieux (BEVERAGGI *et al.*, 1994) et, d'autre part, de réaliser des études sur la variabilité du pouvoir pathogène. C'est également aujourd'hui un outil utilisé dans les programmes d'amélioration génétique pour une évaluation précoce de la résistance vis-à-vis de la MRN.

Sensibilité variétale

Pour analyser la résistance, il est important d'adopter une méthodologie permettant de révéler à la fois les aspects qualitatifs et quantitatifs des différents comportements des populations-hôtes.

Dans ce domaine, il faut reconnaître que ce n'est que seulement depuis quelques années, et cela suite aux travaux de Fouré en Afrique centrale (1985), que les méthodes d'évaluation de la maladie permettent d'apprécier plus finement la nature des réactions-hôtes vis-à-vis d'une même pression d'inoculum. Les études sur la sensibilité variétale, conduites depuis plusieurs années au Cameroun (FOURÉ *et al.*, 1990) permettent, aujourd'hui, de caractériser l'ensemble des variétés sauvages ou cultivées appartenant à différents groupes génomiques.

Trois grands types de comportements vis-à-vis de la maladie caractérisent l'ensemble des variétés étudiées que l'on peut classer en trois catégories bien distinctes :

Catégorie 1 : Bananiers très résistants (iR) présentant un blocage de l'évolution de la maladie dès le premier stade de l'infection (stade 1-2). Ce comportement met en œuvre une réaction de type « hypersensibilité ».

Catégorie 2 : Bananiers partiellement résistants (pR). L'évolution de la maladie est normale du premier stade au stade nécrotique, mais lente. Le nombre de feuilles fonctionnelles à la récolte reste élevé.

Catégorie 3 : Bananiers sensibles (S). L'évolution de la maladie vers le stade nécrotique est rapide. Le nombre de feuilles fonctionnelles à la récolte est faible.

On distingue dans la catégorie 2 plusieurs niveaux de résistance partielle allant d'une résistance prononcée jusqu'à la sensibilité. La séparation entre ces deux comportements pR et S apparaît être de nature quantitative.

Stratégies de lutte

Stratégies de lutte raisonnée sur avertissement

Les stratégies de lutte développées dans les années 70 dans différentes zones de production et notamment dans les Antilles françaises (GANRY et MEYER, 1972, 1973) ont pour objectifs principaux :

- de réduire les coûts de production,
- d'être plus respectueuses pour l'environnement,
- de faire des économies d'énergie,
- de limiter les risques de sélection de races résistantes aux fongicides.

Ces stratégies élaborées à partir de 1972 pour lutter contre la maladie de Sigatoka, s'appuient sur des méthodes d'avertissement reposant, soit sur le suivi de la maladie en bananeraies, soit sur l'observation de descripteurs climatiques (évapora-

tion, températures). Le principe consiste à exécuter les traitements uniquement au moment opportun. Ces stratégies ont, plus tard, été adaptées pour lutter contre la maladie des raies noires (Fouré, 1988 ; JIMENEZ *et al.*, 1994).

Zone	Maladie	Avertissement	Productions	Superficies
Martinique	MS	biologique	bananiers	7 000
Guadeloupe	MS	bioclimatique	bananiers	7 500
Côte-d'Ivoire	MRN + MS	biologique	bananiers	8 000
Cameroun	MRN	biologique	bananiers	6 500
Costa Rica	MRN	bioclimatique (en cours de développement)	plantains	

Ces stratégies « françaises » ne reposent pas uniquement sur une technique d'avertissement tendant à réduire le nombre des traitements. L'utilisation de fongicides systémiques (benzimidazoles, triazoles) à longue durée d'efficacité, mélangés à des huiles de raffinerie, elles-mêmes fongitoxiques (dont le rôle a été mis en évidence dans les années 50), à bas volume (entre 12 et 14 l/ha) prolonge l'efficacité de chaque traitement et contribue aussi par conséquent à la réduction du nombre d'interventions.

L'orientation des méthodes américaines a été très sensiblement différente. Les applications sont réalisées selon un rythme régulier en utilisant le plus souvent des fongicides de contact ayant par définition une durée d'efficacité réduite (traitements tous les 10-15 jours) nécessitant pour contrôler la maladie un nombre élevé d'applications. Des fongicides systémiques sont parfois utilisés mais toujours en émulsion dans l'eau, rendant le traitement moins efficace.

Méthode française	Méthode américaine
(Afrique, Antilles, quelques zones d'Amérique latine)	(Amérique latine, Philippines)
- Huile + : 12 / 14 l/ha	- Huile (5 l) + eau (30 l) = 35 l/ha
- fongicides systémiques	- fongicides de contact et/ou miscibles à l'huile systémiques
- traitements déclanchés sur avertissement	- traitements réguliers
- 4 à 12 traitements par an	- 25 à 45 traitements par an (selon les régions)
- 0,5 à 2 kg de m.a./ha/an	- 15 à 40 kg de m.a./ha/an (principalement produits de contact)

Les deux stratégies de lutte développées précédemment contrôlent les cercosporioses avec une efficacité similaire. Par contre, elles ont conduit à une problématique parasitaire qui les oppose radicalement.

Les premiers fongicides systémiques mis sur le marché appartenaient au groupe des benzimidazoles. Le mode d'action de ces produits très efficaces est tel qu'ils induisent d'autant plus facilement des souches parasitaires résistantes (accoutumance) que ces fongicides sont utilisés de façon abusive. Ainsi, en Amérique centrale, les phénomènes d'accoutumance aux benzimidazoles ont été observés deux ans seulement après leur utilisation, nécessitant l'utilisation plus importante et massive de produits de contact (15 à 40 kg de m.a./ha/an). Aux Antilles françaises et en Afrique de l'Est, grâce aux méthodes d'avertissement et donc au nombre réduit de traitements, ce phénomène n'est apparu qu'après dix ans d'utilisation.

Un autre groupe de fongicides, les triazoles, permettant de contrôler ces races résistantes, ont commencé à être utilisés dans les diverses zones de production dès les années 80. Une gestion raisonnée de ces fongicides (alternance et avertissement) permet aujourd'hui un très bon contrôle de la cercosporiose aux Antilles et en Afrique avec des quantités minimales de matière active à l'hectare (0,5 à 2 kg de m.a./ha/an). En Amérique centrale (Belize, Nicaragua, Honduras, Costa Rica), des niveaux importants d'accoutumance viennent malheureusement d'être relevés tout récemment, rendant la lutte de nouveau inopérante avec les seuls fongicides systémiques reconnus efficaces à ce jour.

Amélioration génétique pour la résistance à la maladie des raies noires

La lutte chimique développée en productions industrielles, tout d'abord contre *M. musicola* et par la suite contre *M. fijiensis*, est difficilement applicable, en raison de son coût et des structures mêmes de productions, sur les productions villageoises (plantains). L'alternative, pour éviter la disparition de ces productions, est la création de nouvelles variétés présentant un bon niveau de résistance vis-à-vis de *Mycosphaerella fijiensis*. Toutefois, après soixante années de recherches, toutes les variétés cultivées sont encore issues d'une simple sélection clonale. Ainsi, l'objectif des programmes d'amélioration actuellement en cours est la création de bananiers triploïdes, résistants à la MRN, avec une bonne productivité et une conformation satisfaisante des fruits.

Rappelons que l'un des problèmes majeurs qui domine l'amélioration génétique des bananiers est la forte stérilité des cultivars (parthénocarpié). Mis à part les méthodes non conventionnelles utilisant la culture *in vitro*, l'amélioration variétale utilise deux voies d'approche : l'amélioration des cultivars triploïdes existants et la création de nouveaux cultivars. La première reprend les techniques classiques d'hy-

bridation d'un triploïde, aux qualités reconnues, avec un diploïde amélioré. La triploïdie est restituée par croisement du tétraploïde primaire préalablement obtenue avec un géniteur diploïde. La deuxième voie, développée plus récemment, a essentiellement pour base les bananiers diploïdes, cultivars ou espèces séminifères. Elle consiste à passer par l'intermédiaire d'un autotétraploïde, obtenu par doublement à la colchicine d'un diploïde amélioré. Le niveau de ploïdie optimal (3X) est ensuite obtenu par croisement du tétraploïde avec un bananier diploïde.

Références

- BEVERAGGI A., MOURICHON X. et SALLE G., 1994. Étude des interactions hôte-parasite chez des bananiers sensibles et résistants inoculés par *Cercospora fijiensis* (*Mycosphaerella fijiensis*) responsable de la maladie des raies noires. *Can. J. Bot.* (soumis à publication).
- BRUN J., 1963. *La cercosporiose du bananier en Guinée. Étude de la phase ascoporee du Mycosphaerella musicola Leach.* Thèse de docteur ès science, Orsay, Paris, France, 1988.
- CARLIER J., MOURICHON X., GONZALEZ-de-LÉON D., ZAPATER M.F. and LEBRUN M.H., 1994. DNA restriction fragment length polymorphisms in *Mycosphaerella* species causing banana leaf spot diseases. *Phytopathology* (in press).
- DEIGHTON F.C., 1979. Studies on *Cercospora* and allied genera. VII. New species and redispersion. *C.M.I. Mycological paper*, 144.
- FOURÉ E., 1982. Les cercosporioses du bananier et leurs traitements. Étude de la sensibilité variétale des bananiers et plantains à *Mycosphaerella fijiensis* Morelet au Gabon (maladie des raies noires). I. Incubation et évolution de la maladie. *Fruits* 37 : 749-771.
- FOURÉ E., 1985. Les cercosporioses du bananier et leurs traitements. Étude de la sensibilité variétale des bananiers et plantains à *Mycosphaerella fijiensis* Morelet au Gabon (maladies des raies noires). (suite III). *Fruits* 40: 393-399.
- FOURÉ E. et LESCOT T., 1988. Variabilité génétique des *Mycosphaerella* inféodés au genre *Musa*. Mise en évidence de la présence au Cameroun sur bananier et plantain d'une cercosporiose (*Mycosphaerella musicola*) au comportement pathogène atypique. *Fruits* 43 : 407-415.
- FOURÉ E., MOULIOM PEFOURA A. et MOURICHON X., 1990. Étude de la sensibilité variétale des bananiers et des plantains à *Mycosphaerella fijiensis* Morelet au Cameroun. Caractérisation de la résistance au champ de bananiers appartenant à divers groupes génétiques. *Fruits* 45 : 329-338.
- FOURÉ E. et MOREAU A., 1992. Contribution à l'étude épidémiologique de la cercosporiose noire dans la zone bananière du Moundou au Cameroun de 1987 à 1989. *Fruits* 1 : 3-16.

- GANRY J. et MEYER J.-P. (1972–1973). La lutte contrôlée contre le *Cercospora* aux Antilles.
- Bases climatiques de l'avertissement. *Fruits* 27 : (10), 665–676.
 - Techniques d'observation et de numération de la maladie. *Fruits* 27 : (11), 767–774.
 - Application de techniques d'observation et de numération de la maladie. Bilan de trois années de traitement à cycle long. *Fruits* 28 : (10), 671–680.
- GANRY J. et LAVILLE E., 1983. Les cercosporioses du bananier et leurs traitements. Evolution des méthodes de traitement. I. Traitements fongicides. II. Avertissement. *Fruits* 38 : 3–20.
- JIMENEZ O.F., TAPIA F.A.N. and ESCALANT J.V., 1984. Relation between rainfall duration and development of *Mycosphaerella fijiensis* on plantain (*Musa* AAB cv. 'false horn'). Proposal for a biometeorological forecasting. *Fruits* (en préparation).
- MEREDITH D.S. et LAURENCE J.S., 1970. Morphology of conidial state of *Mycosphaerella musicola* in Pacific region. *Trans. Brit. Mycol.* 54: 265–281.
- MOULIOM PEFOURA A. et MOURICHON X., 1990. Développement de *Mycosphaerella musicola* (maladie de Sigatoka) et *M. fijiensis* (maladie des raies noires) sur bananiers et plantains. Etude du cas particulier des productions d'altitude. *Fruits* 45 : 17–24.
- MOURICHON X., Peter D. et ZAPATER M.F., 1987. Inoculation expérimentale de *M. fijiensis* Morelet sur jeunes plantules de bananiers issues de culture in vitro. *Fruits* 42: (4) 195–198.
- MOURICHON X. et FULLERTON R.A., 1990. Geographical distribution of the two species *Mycosphaerella musicola* Leach (*Cercospora musae*) and *M. fijiensis* Morelet (*Cercospora fijiensis*), respectively agents of Sigatoka and Black leaf streak diseases in Bananas and plantains. *Fruits* 45: 213–218.
- RHODES P.L., 1964. A new banana disease in Fidji. *Commonw. Phytopath. News* 10: 38–41.
- STOVER R.H., 1970. Leaf spot of bananas caused by *Mycosphaerella musicola*: role of conidia in epidemiology. *Phytopathology* 60: 856–860.
- STOVER R.H., 1972. Banana, plantain and abaca diseases. Commonwealth Mycological Institute Kew, Surrey, England.
- STOVER R.H., 1980. Sigatoka Leaf spot of bananas and plantain. *Plant Disease* 64: 750–755.