

Polymorphisme enzymatique chez le palmier à huile

(*Elaeis guineensis* Jacq.)

II. — Variabilité et structure génétique de sept origines de palmiers (1)

M. GHESQUIÈRE (2)

Résumé. — L'analyse du polymorphisme de 15 locus enzymatiques chez 6 origines de palmiers à huile d'Afrique de l'Ouest Côte d'Ivoire, Bénin, Nigeria, Cameroun, Zaïre, Angola, et un échantillon de palmiers Deli : Indonésie — Malaisie, montre qu'il existe une importante variabilité génétique chez le palmier dont la structure tend à opposer les origines Ouest et Centrafricaines. Les résultats, confrontés aux caractéristiques biologiques et historiques du palmier, permettent de discuter plus généralement sur la nature de la variabilité génétique mise en évidence par électrophorèse, et de considérer sous un nouvel angle l'amélioration et la conservation des ressources génétiques du palmier à huile.

INTRODUCTION

Depuis 1957 un schéma d'amélioration du palmier à huile [Meunier et Gascon, 1972] a été mis en place par l'IRHO en s'inspirant de la méthode de sélection réciproque proposée par Comstock *et al.* [1949] pour le maïs. La base génétique réduite du matériel de départ, risquant de s'amenuiser encore avec le développement de la sélection, nécessite de plus en plus de tenir compte du thème de la variabilité génétique [Meunier, 1976]. Des prospections ont été réalisées dans ce sens [Meunier, 1969 ; Rajanaidu, 1980]. Outre les problèmes pratiques de collecte, d'évaluation et d'entretien qu'elles impliquent, une autre difficulté est leur valorisation dans les schémas actuels de sélection.

Des techniques d'électrophorèse enzymatique appliquées à des extraits de pollen permettent aujourd'hui de déterminer individuellement le génotype de palmiers à huile pour 15 de leurs gènes ou locus. Il est donc apparu opportun d'examiner quelle était la variabilité génétique et sa structure parmi quelques origines de palmiers représentatives de l'Afrique de l'Ouest pour apporter de nouveaux éléments en matière d'amélioration et de ressources génétiques.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'analyse du polymorphisme enzymatique a porté sur 220 individus (3) provenant de diverses origines en Afrique de l'Ouest où le palmier à huile est spontané et largement répandu : Côte d'Ivoire, Bénin, Nigeria, Cameroun, Zaïre, Angola, et du Sud-est asiatique où il a été introduit au siècle dernier : palmiers Deli d'Indonésie et de Malaisie (Tabl. I).

(1) La première partie de cet article « Contrôle génétique de neuf systèmes enzymatiques » a paru dans le N° de décembre 1984 de notre Revue *Oléagineux* (p. 561-574).

(2) Laboratoire d'Electrophorèse, CIRAD, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France).

(3) Les échantillons de pollen ont été collectés par les stations de La Mé et Dabou (Côte d'Ivoire) et d'Akpadanou (Bénin). La population Widi-koum a été prospectée par C. Chaîne en 1982 au Cameroun.

Les palmiers Deli et ceux du Zaïre utilisés dans cette étude (descendances Yangambi-Sibiti) ont déjà fait l'objet de quelques cycles de sélection. Leur origine et leur généalogie permettent en particulier de leur affecter un taux d'inbreeding non négligeable. Ils ont donc été analysés par opposition aux autres origines africaines considérées proches de l'état spontané.

Les électrophorèses ont été effectuées à partir d'extraits de pollen au moyen de gels d'amidon et de polyacrylamide et pour neuf systèmes enzymatiques : phosphatases acides (Acp), endopeptidase (Endo), glutamate oxaloacétate transaminase (Got), isocitrate déshydrogénase (Idh), malate déshydrogénase (Mdh), phosphogluconate déshydrogénase (Pgd), phosphoglucose isomérase (Pgi), phosphoglucose mutase (Pgm), shikimate déshydrogénase (Skdh). Le contrôle génétique des systèmes enzymatiques, attribué dans un premier temps à l'existence de 38 allèles gouvernés par 14 locus [Ghesquière, 1984], a été étendu dans le cadre de cette analyse à 15 locus polymorphes présentant un total de 52 allèles. La correspondance des numérotations alléliques entre les deux études est précisée dans le tableau III.

Le calcul des fréquences alléliques tient compte de la nature des descendances et de leurs effectifs :

— dans le cas d'autofécondations ou de croisements, le ou les génotypes parentaux les plus vraisemblables ont été déduits. Les fréquences alléliques dans la population parentale ont été obtenues en pondérant ces fréquences génotypiques par la probabilité de recueillir tous les allèles parentaux dans une descendance de n individus en se plaçant dans le cas le plus défavorable : parent(s) entièrement hétérozygot(e)s et n'ayant aucun allèle en commun ;

— pour les fécondations libres ou illégitimes, les fréquences alléliques ont été estimées directement à partir des descendances. Dans le cas d'un régime de reproduction strictement allogame comme le palmier, l'effectif efficace attaché à chaque estimation ne dépend alors que du nombre de descendants observés [Brown et Weir, 1983].

Les fréquences alléliques moyennes ont pu être calculées ainsi pour chaque origine en pondérant les fréquences génotypiques ou celle des descendances par les effectifs efficaces correspondants à chaque situation.

TABLEAU I. — Origine et nature des descendance de palmiers analysées par électrophorèse.
(Origin and nature of oil palm progenies undergoing electrophoresis analysis)

Origine (Origin)	Autofécondation (Self)	Nombre de descendance (Number of progenies) Croisement (Cross)	Féc. libre. (Open pollin.)	Nombre d'individus analysés (Number of individuals analysed)	Ne
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)					
La Mé	1		2	8	9,3
Yocoboué	7			15	
Bénin					
Pobé		2	1	6	4,5
Cameroun (Cameroon)					
Lobé		2	1	23	13,2
Abegum (1)				4	
Tiben (1)				4	
Nigeria					
Nifor		2	1	27	6,8
Angola					
	3		3	40	11,6
Zaire					
Yangambi	1	3		14	5,3
Sibiti	4			25	
Déli					
Dabou (1)				15	3,5
Ulu Remis	3	1	1	32	
Socfin			2	6	
Dumpy	1			1	

Ne : Effectif efficace par origine tenant compte du coefficient d'inbreeding moyen de la génération parentale : (Effective number per origin bearing in mind mean inbreeding coefficient of the parent generation.) Déli — Yangambi : 0,125 ; Sibiti : 0,013.

(1) : Individus de la palmeraie naturelle (Individuals from natural palm grove.) — Abegum, Tiben — ou d'apparement inconnu (or of unknown parentage) — Dabou.

II. — RÉSULTATS

1. — Variabilité intra-origine.

La comparaison de la variabilité génétique des 7 origines de palmiers a dû tenir compte de leur effectif limité (Tabl. II, Fig. 1). Le nombre de locus polymorphes (P) apparaît grossièrement relié à l'effectif efficace (Ne) mais se trouve rapidement non discriminant ; pratiquement, dès

FIG. 1. — Niveaux de variabilité génétique présentés par 7 origines de palmiers en fonction de leur effectif efficace (Levels of genetic variability revealed by seven origins of oil palm depending on their effective numbers).

P = Nbre de locus polymorphes (No. of polymorphic loci)
AP = Nbre d'allèles par locus polymorphe (No. of alleles per polymorphic locus).

Ho = Hétérozygotie moyenne observée (Mean heterozygosity observed)

Ne = Effectif efficace (Effective number).

--- Déli (-UR6).

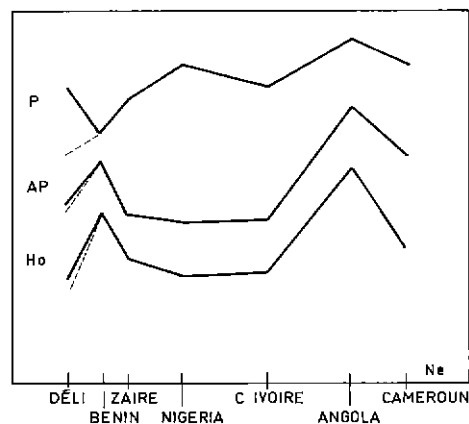


TABLEAU II. — Variabilité génétique totale présentée par sept origines de palmiers
(Total genetic variability presented by seven origins of oil palm)

	Côte d'Ivoire (Ivory Coast)	Bénin	Nigeria	Cameroun (Cameroon)	Angola	Total	Zaire	Déli
P	13	11	14	14	15	15	12	13
A	31	32	32	37	43	52	30	32
AP	2,23	2,55	2,21	2,57	2,87	3,47	2,25	2,31
Ho	0,235	0,369	0,228	0,281	0,465	0,319	0,264	0,227

P = Nombre de locus polymorphes (No. of polymorphic loci).

A = Nombre d'allèles total (No. of total alleles).

AP = Nombre d'allèles par locus polymorphe (No. of alleles per polymorphic locus).

Ho = Hétérozygotie individuelle moyenne observée (Mean heterozygosity observed).

TABLEAU III. — Fréquences alléliques de 15 locus enzymatiques pour sept origines de palmiers
(Allelic frequencies of 15 enzymatic loci for 7 origins of oil palm)

La moyenne est pondérée par les effectifs efficaces des cinq origines (Côte d'Ivoire, Bénin, Nigeria, Cameroun, Angola)
(The mean is weighted by the effective numbers of the five origins — Ivory Coast, Benin, Nigeria, Cameroon, Angola) —.

Les chiffres entre parenthèses correspondent à l'ancienne numérotation allélique (The figures in brackets correspond to the previous system of allelic numbering) [Ghesquière, 1984].

	Acp									Endo						
	An. A			An. B			Cath.			A						
	1	2	3	1 (1)	2 (2)	3	1 (1)	2 (2)	3 (3)	1	2 (1)	3 (1)	4 (2)	5 (2')	6 (3)	
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)	0,823		0,177				0,405	0,595					0,113	0,730		0,157
Bénin	0,694	0,306			1		0,889	0,111		0,074	0,074	0,510	0,342			
Nigeria	1			0,074	0,926		0,926	0,074			0,147		0,853			
Cameroun (Cameroon)	0,894	0,106		0,152	0,601	0,247	0,819	0,181					0,962	0,038		
Angola	0,570	0,415	0,015	0,065	0,848	0,087	0,552	0,405	0,043		0,203	0,043	0,732	0,011	0,011	
Moyenne (Mean)	0,807	0,165	0,028	0,072	0,834	0,094	0,689	0,300	0,011	0,007	0,081	0,085	0,778	0,014	0,035	
Zaire	0,861	0,139		0,041	0,959		0,529	0,471					1			
Déli	0,967	0,033			0,948	0,052	0,742	0,258					1			
	Mdh						Pgd				Pgi					
	A		B		G		A				A					
	1 (1)	2 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (1)	1 (2)	0 (0)	1 (1)	2 (2)	3	1 (1)	2 (2)	3 (3)	4		
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)	0,254	0,746	0,517	0,483	0,813	0,187		0,519	0,481		0,835			0,165		
Bénin		1		1	0,371	0,629		0,537	0,463		0,759	0,156		0,085		
Nigeria	0,074	0,926	0,147	0,853	0,059	0,941		0,926		0,074	0,544	0,294	0,162			
Cameroun (Cameroon)	0,190	0,810	0,194	0,806		1		0,950		0,050	0,528	0,240	0,232			
Angola	0,338	0,662	0,022	0,978	0,100	0,900	0,069	0,899	0,032		0,550	0,154	0,296			
Moyenne (Mean)	0,205	0,795	0,190	0,810	0,238	0,762	0,018	0,804	0,153	0,015	0,622	0,169	0,167	0,042		
Zaire	0,141	0,859		1	0,421	0,579		0,941	0,059		0,424	0,270	0,306			
Déli	0,013	0,987	0,176	0,824	0,458	0,542		1			0,653		0,347			
	Got						Idh									
	A				B		A									
	1 (1)	2 (2)	3 (3)	4 (4)	1 (1)	2 (2)	3 (3)	1 (1)	2	3 (2)	4 (3)					
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)		0,081	0,812	0,107		0,049	0,951			0,866	0,134					
Bénin	0,083	0,759		0,158			1			0,417	0,583					
Nigeria	0,309			0,691		0,221	0,779		0,147	0,103	0,750					
Cameroun (Cameroon)	0,429		0,038	0,533	0,038	0,417	0,545	0,050		0,202	0,748					
Angola	0,452		0,083	0,465	0,044	0,229	0,727	0,032		0,299	0,669					
Moyenne (Mean)	0,295	0,092	0,198	0,415	0,022	0,223	0,755	0,023	0,022	0,369	0,586					
Zaire	0,324		0,100	0,576		0,177	0,823	0,041		0,199	0,760					
Déli	0,268		0,261	0,470	0,020	0,154	0,827	0,013		0,435	0,552					
	Pgm										Skdh					
	A					B					A					
	0	1 (1)	2 (2)	3	4	5 (3)	1 (1)	2	3 (2)	4 (3)	1 (1)	2 (2)				
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)	0,054	0,054	0,892				0,335		0,665		1					
Bénin			0,509		0,417	0,074		0,111	0,546	0,342	0,185	0,815				
Nigeria			0,824	0,074		0,102			0,853	0,147	0,176	0,824				
Cameroun (Cameroon)	0,076	0,038	0,684		0,038	0,164			0,924	0,076	0,114	0,886				
Angola		0,043	0,576			0,381	0,011		0,764	0,225	0,260	0,740				
Moyenne (Mean)	0,033	0,033	0,703	0,011	0,052	0,168	0,071	0,011	0,782	0,136	0,144	0,856				
Zaire			0,706			0,294			1		0,224	0,776				
Déli		0,019	0,052			0,928			0,987	0,013	0,180	0,820				

que Ne excède 6, P oscille entre 13 et 14 locus polymorphes. Le nombre d'allèles par locus polymorphe (AP) fluctue en revanche plus largement et apparemment de façon indépendante de P et Ne. L'hétérozygotie individuelle observée (Ho) suit de très près les variations de AP ($r = 0,92$; $P > 0,99$) ; elle semble ainsi n'être due qu'au nombre d'allèles disponibles dans chaque origine. On peut noter enfin que l'Angola constitue un optimum pour tous les paramètres de variabilité observés, et que le Bénin présente une importante richesse allélique.

Les palmiers Déli se caractérisent par un polymorphisme trop important compte tenu de l'effectif efficace qu'ils représentent. L'excès est dû à un individu unique dans la descendance UR 6, qui rend polymorphes 3 locus en y amenant 4 nouveaux allèles (Tabl. IV). La variabilité des palmiers Déli, après avoir écarté cette descendance, devient plus en accord avec celle que l'on peut attendre d'un matériel issu des 4 palmiers introduits à Java en 1848. Le retrait de la descendance UR 6 ne suffit pas cependant à diminuer l'hétérozygotie observée qui reste, pour l'ensemble de la provenance Ulu Remis, 2 fois supérieure à celle de tous les autres palmiers Déli.

L'histogramme des fréquences alléliques, toutes origines « spontanées » confondues, se caractérise par une distribution en U avec trois classes d'allèles (Fig. 2). Sur un total de 52, on observe :

- 22 allèles rares, fréquence $< 0,1$;
- 13 allèles communs, fréquence $> 0,6$;
- 17 allèles en fréquence intermédiaire : $0,1 < f < 0,6$.

L'étude du rapport des fréquences des deux allèles les plus fréquents à chaque locus montre que, excepté les locus Got A et Idh, un allèle prédomine largement les autres (Fig. 2). Le déséquilibre devient même extrême pour les locus Endo et Acp An.B où il n'existe plus que des allèles rares autour de l'allèle commun.

C'est la présence des allèles en fréquence rare et intermédiaire qui détermine ainsi le polymorphisme des locus. Si l'on fixe à 0,15 (1), compte tenu des effectifs disponibles, le seuil de fréquence significatif ($P > 0,95$) de ces allèles dans une origine donnée, il est possible de comparer plus précisément la variabilité génétique des origines (Tabl. V).

L'origine Angola se caractérise toujours par un polymorphisme maximal mais avec une faible proportion d'allèles rares en présence significative. Au Cameroun, au Bénin et en Côte d'Ivoire le polymorphisme est légèrement plus réduit avec, dans l'ordre de ces origines, une proportion croissante d'allèles rares. Le Nigeria se regroupe enfin en position extrême avec les palmiers Déli et ceux du Zaïre : peu de locus polymorphes et aucun allèle rare.

2. — Différenciation interorigine.

Des analyses factorielles des correspondances (AFC) [Benzecri, 1973] ont été effectuées pour voir s'il n'existe pas d'associations alléliques suffisamment fortes entre locus pour différencier les origines de palmiers. Elles ont porté sur un échantillon de 63 individus d'origine « spontanée », décrits par la présence aux 15 locus de 26 allèles : les 17 allèles en fréquence intermédiaire et 9 allèles rares en présence significative dans au moins une origine.

Une première AFC, basée sur la présence de ces 26 allèles, aboutit à une projection plane où 32 p. 100 de l'inertie

TABLEAU IV. — Variabilité de deux provenances de palmier Déli — effet de l'illégitimité de la descendance UR6 (Variability of two origins of Deli oil palm — effect of progeny UR6 illegitimacy)

	Dabou-Socfin Dumpy-	Ulu Remis	Ulu Remis (-UR6)	Déli	Déli (-UR6)
P	9	12	9	13	10
A	25	30	26	32	28
AP	2,11	2,25	2,22	2,31	2,30
Ho	0,183	0,372	0,365	0,227	0,214

P = Nombre de locus polymorphes (No. of polymorphic loci).
 A = Nombre d'allèles total (No. of total alleles).
 AP = Nombre d'allèles par locus polymorphe (No. of alleles per polymorphic locus).
 Ho = Hétérozygotie individuelle moyenne observée (Mean heterozygosity observed).

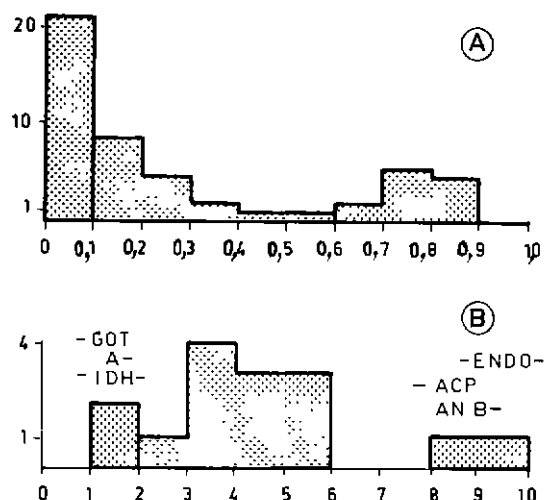


FIG. 2. — Histogrammes (Histograms)
 — A : des fréquences alléliques (of allelic frequencies).
 — B : du rapport de fréquence des 2 allèles les plus fréquents à chaque locus (of the frequency ratio of the two most frequent alleles at each locus).

TABLEAU V. — Variabilité génétique (fréquence allélique intra-origine $> 0,15$) de 7 origines de palmiers pour 22 allèles rares et 17 allèles en fréquence intermédiaire

(Genetic variability — intra-origin allelic frequency $> 0,15$ — of 7 origins of oil palm for 22 rare alleles and 17 intermediate frequency alleles)

	P	A		rare/interméd.
		fréq. rare (rare freq.)	fréq. interméd. (intermed. freq.)	
Côte d'Ivoire (Ivory Coast)	9	3	7	0,43
Bénin	10	3	9	0,33
Nigeria	6	0	9	0
Cameroun (Cameroon)	9	3	11	0,27
Angola	12	2	13	0,15
Total	15	22	17	—
Zaïre	8	0	11	0
Déli	8	0	11	0

P = Nombre de locus polymorphes (No. of polymorphic loci).
 A = Nombre d'allèles (No. of alleles).

(1) Le locus Acp An.A, n'ayant pas été analysé pour tous les individus, n'est pas concerné par ce seuil.

totale de l'échantillon est décrite (Fig. 3). Deux groupes de palmiers, Côte d'Ivoire et Bénin, se détachent clairement d'un groupe central où l'on trouve, étroitement mêlées, les origines d'Angola, du Cameroun et du Nigeria (Fig. 3 A). La projection sur ce plan des palmiers Déli et du Zaïre en individus supplémentaires montre une forte homologie avec le groupe des palmiers d'Afrique centrale ainsi qu'une dispersion sensible des palmiers Déli le long de l'axe horizontal en direction de la Côte d'Ivoire (Fig. 3 B).

Une seconde AFC réalisée exclusivement sur la présence

des 17 allèles en fréquence intermédiaire permet de mieux rendre compte de la structure du groupe central (Fig. 4). L'axe horizontal reste toujours un axe de différenciation majeur (26 p. 100 d'inertie) caractérisant nettement l'origine Côte d'Ivoire alors que les palmiers du Bénin viennent s'intercaler entre la Côte d'Ivoire et le groupe central (Fig. 4 A). Dans celui-ci, les palmiers du Nigeria et du Cameroun demeurent encore très intriqués tandis que l'axe vertical (10 p. 100 d'inertie) traduit, par une importante dispersion, la grande diversité génétique des palmiers

FIG. 3. — AFC (17 allèles à fréquence intermédiaire et 9 allèles à fréquence rare en variables actives) (FAC — 17 intermediate frequency alleles and 9 rare frequency alleles in active variables) :

— A : projection des 5 origines spontanées — individus actifs (projection of the 5 spontaneous origins — active individuals) ;
 — B : projection des origines Déli et Zaïre — individus supplémentaires (projection of the Déli and Zaïre origins — additional individuals).

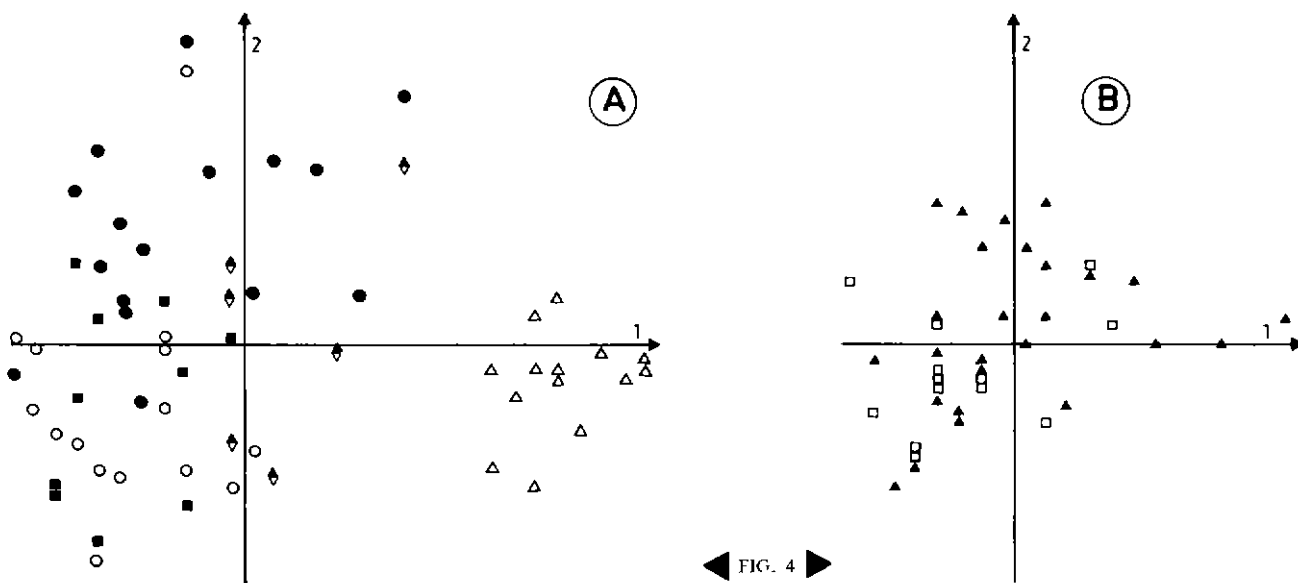
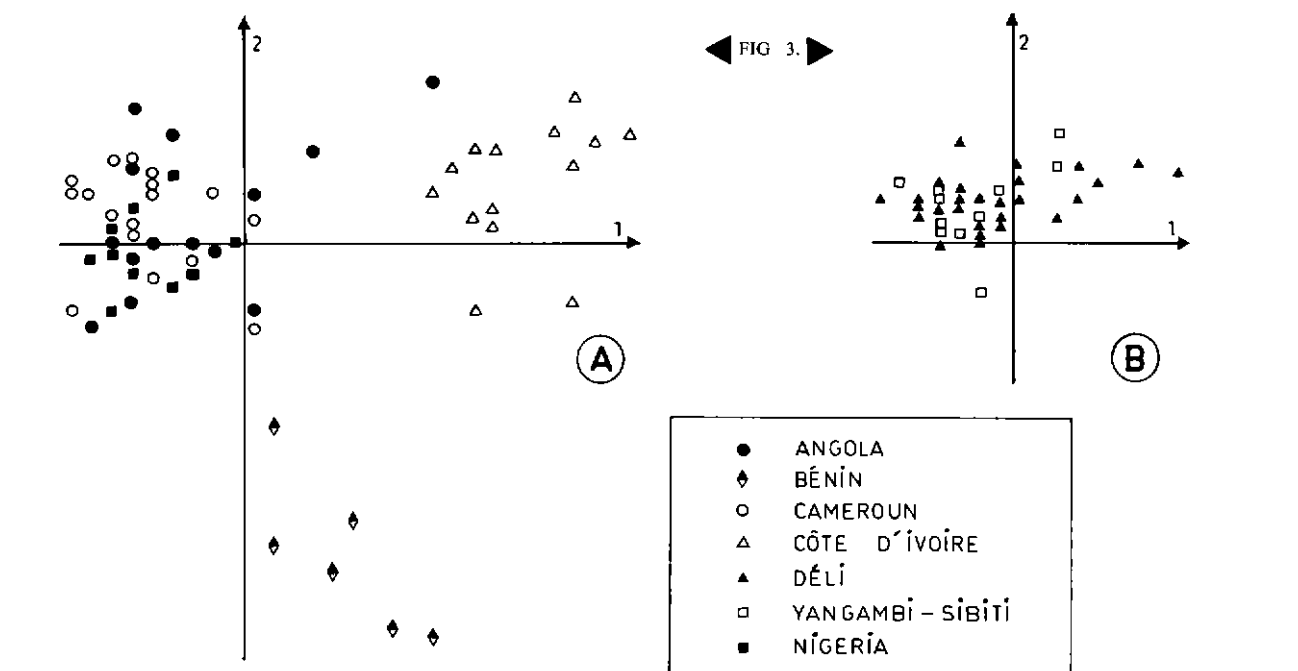


FIG. 4. — AFC (17 allèles à fréquence intermédiaire en variables actives) (FAC — 17 intermediate frequency alleles in active variables) :

— A : projection des 5 origines spontanées — individus actifs (projection of the 5 spontaneous origins — active individuals) ;
 — B : projection des origines Déli et Zaïre — individus supplémentaires (projection of the Déli and Zaïre origins — additional individuals).

d'Angola. En ce qui concerne les palmiers Déli et du Zaïre, le retrait des allèles rares entraîne un glissement de leur position vers le centre du plan avec un éclatement remarquable de leur dispersion, particulièrement chez les palmiers Déli dont certains atteignent les limites de la zone occupée par la Côte d'Ivoire (Fig. 4 B).

La part des effets des allèles rares et en fréquence intermédiaire permet ainsi de mieux apprécier le type de différenciation observée pour chaque origine. La particularité des palmiers du Bénin n'est due qu'à la présence d'une forte proportion d'allèles rares alors qu'en Côte d'Ivoire, celle-ci est également expliquée par des combinaisons originales à plusieurs locus d'allèles en fréquence intermédiaire. Dans le groupe central, la prise en compte des allèles rares ne dégage pas de partition des origines et laisse supposer que ceux-ci y sont aléatoirement distribués. Les variations des allèles en fréquence intermédiaire dissocient en revanche l'Angola du Cameroun et du Nigeria et mettent en valeur une variabilité importante et recentrée des palmiers Déli et du Zaïre.

L'intervention des allèles rares ne doit pas masquer la nature quantitative de la différenciation. Parmi les 9 allèles rares, seuls 2 allèles apparaissent spécifiques de la Côte d'Ivoire et du Bénin d'une part, et de l'Angola et du Cameroun d'autre part. La différenciation chez le palmier se caractérise d'une façon bien plus fondamentale sur l'ensemble des locus, par la diminution de fréquence de l'allèle le plus communément répandu au profit de un ou deux allèles en fréquence intermédiaire.

III. — DISCUSSION

1. — Variabilité intra-origine.

Excepté au Nigeria, il semble qu'un polymorphisme enzymatique important soit toujours maintenu parmi les origines spontanées de palmiers, particulièrement en Angola. Les niveaux de variabilité sont ainsi compatibles avec ceux observés chez de nombreuses espèces spontanées de biologie comparable au palmier : pérennité, allogamie, fécondité élevée, large distribution géographique [Hamrick *et al.*, 1979].

C'est au niveau de la proportion d'allèles en fréquences rare et intermédiaire, qu'apparaissent les différences de variabilité génétique entre origines. Les palmiers Déli et du Zaïre présentent ainsi toutes les caractéristiques de matériels distants de l'état spontané par quelques générations de sélection à partir d'un pool restreint. Un polymorphisme réduit, une hétérozygotie expliquée uniquement par la présence d'allèles en fréquence intermédiaire, l'apparition d'associations particulières de ces allèles à quelques locus, montrent en effet que leur variabilité génétique a été globalement appauvrie et sans doute considérablement remaniée dans le cas des palmiers Déli. L'hétérozygotie inattendue des descendance d'Ulu Remis laisserait supposer alors que ce matériel aurait été largement introgressé par les diverses origines africaines introduites secondairement dans le Sud-Est asiatique après guerre.

2. — Différenciation interorigine.

L'étude des origines spontanées met en évidence une structure génétique opposant les origines de la zone guinéenne (Côte d'Ivoire, Bénin) à celles de la zone congolaise

(Angola, Cameroun, Nigeria). A l'intérieur de cette dernière zone, le polymorphisme enzymatique ne manifeste pas d'organisation génétique particulière mais décroît globalement de l'Angola vers le Nigeria. Ce sont les palmiers Angolais qui font ainsi référence pour marquer la différenciation des origines de la zone guinéenne, notamment la Côte d'Ivoire. Le statut particulier des palmiers du Bénin (structure génétique de la zone congolaise et allèles rares de la zone guinéenne) suggérerait alors que cette région constitue le terme de passage entre les deux zones. Enfin, bien qu'il soit difficile d'établir des filiations alléliques dans le cas de matériel peu polymorphe, il est vraisemblable que les palmiers Déli tirent leur origine d'une région où existait une importante diversité génétique non différenciée comme l'Angola.

Cette discontinuité de la diversité génétique entre les origines de l'Ouest et du Centre de l'Afrique semble avoir valeur générale pour l'ensemble de la flore africaine (classification phytogéographique de White [1979]). Berthaud [1984] la met également en évidence parmi les espèces du genre *Coffea* où l'on observe fréquemment la fixation d'allèles spécifiques à chacune des régions. Elle résulterait d'une succession de périodes sèches et humides ayant entraîné des phases d'extension et de régression des massifs forestiers guinéen et congolais. Le faible polymorphisme du Nigeria, situé entre les deux massifs, appuie cette hypothèse. Cependant, le caractère introgressé de la variabilité génétique du Bénin et l'absence d'allèles spécifiques fixés dans chacune des régions suggère que la différenciation génétique du palmier est considérablement atténuée en comparaison des espèces spontanées. Les facteurs humains en sont sans doute responsables par l'importante dispersion de l'espèce qu'ils ont assurée et comme semble le confirmer la relation étroite entre densité humaine et densité du palmier [Hartley, 1977], ou les écarts à la panmixie dans certaines palmeraies [Meunier, 1969]. On trouve en effet le palmier à huile dans toute l'aire de la forêt tropicale humide de l'Afrique de l'Ouest alors que ses caractéristiques biologiques, en particulier une vitesse de croissance lente par rapport aux dicotylédones pérennes, auraient dû le confiner dans quelques biotopes favorables comme le bord des fleuves.

Phénotypiquement, les variations des caractères morphologiques entre populations de palmiers d'une même origine géographique restent cohérentes avec la nature de leur diversité enzymatique. Qu'elles aient été observées au cours de prospections en Côte d'Ivoire [Meunier, 1969] ou au Nigeria à partir des descendance plantées en dispositifs expérimentaux [Rajanaidu *et al.*, 1979], près de 80 p. 100 de la variance phénotypique restent d'ordre individuel. Au niveau de l'ensemble du matériel analysé, la différenciation phénotypique est plus marquée. Par divers caractères végétatifs et par leur production et la qualité de leurs régimes [Gascon et de Berchoux, 1964 ; de Berchoux et Gascon, 1965], les palmiers de la zone guinéenne se détachent en effet des descendance du Zaïre et, particulièrement, des palmiers Déli. L'héritabilité élevée (s.s.) de certains caractères [Meunier *et al.*, 1970 ; Jacquemard *et al.*, 1981] indique qu'une part de cette différenciation a pu être accentuée récemment lors des premiers programmes d'amélioration [Meunier et Gascon, 1972]. Cependant, une certaine analogie dans la production de régimes entre palmiers Déli et angolais suggère qu'il existerait bien une réelle différenciation phénotypique à l'état spontané entre palmiers des zones guinéenne et congolaise.

Une différenciation au niveau enzymatique n'est généra-

lement pas accompagnée corrélativement d'une différenciation phénotypique chez les plantes allogames [Brown, 1979 ; El-Kassaby, 1982], contrairement aux plantes autogames [Price *et al.*, 1984]. En effet, une intense restriction à la recombinaison par linkage et une sélection épistatique entre caractères morphologiques et locus enzymatiques sont nécessaires pour maintenir ce type de déséquilibre gamétique au niveau d'une même population de plantes allogames. Sans écarter cette possibilité, la subdivision de l'aire de répartition du palmier semble suffire à elle seule pour qu'une structure génétique du polymorphisme enzymatique se soit superposée à une différenciation morphologique, mais sans lien de cause à effet.

3. — Amélioration génétique.

La complémentarité évidente des composantes du rendement (nombre et poids moyen de régimes) entre palmiers Déli et de Côte d'Ivoire a été l'un des facteurs qui conduisirent l'IRHO à choisir une méthode de sélection récurrente réciproque entre les palmiers Déli et l'ensemble des palmiers africains. Les résultats du premier cycle prouvèrent la valeur de ces croisements, notamment Déli × Côte d'Ivoire. On montra de façon plus générale que la bonne complémentarité des facteurs du rendement n'était pas seule en cause mais qu'il se manifestait aussi des phénomènes d'hétérosis, tant pour la production de régimes [Gascon *et al.*, 1966] que pour leur qualité [Noiret *et al.*, 1966]. Diverses observations vinrent le confirmer ultérieurement : dépression consanguine prononcée [Gascon *et al.*, 1969] — part importante de variance génétique non additive dans l'héritabilité des facteurs du rendement [Meunier *et al.*, 1970 ; Jacquemard *et al.*, 1981] — absence d'interactions significatives station × croisement dans les essais multilocaux [Gascon *et al.*, 1981].

La divergence génétique mise en évidence par électrophorèse entre origines des zones guinéenne et congolaise pourrait être un facteur explicatif de l'hétérosis que manifestent leurs croisements. On peut se demander alors si la valeur des croisements Déli × Côte d'Ivoire ne constituerait pas qu'un cas particulier, et donc limité à court terme, d'un schéma de sélection qui exploiterait plus rationnellement la structure génétique du palmier en opposant les origines Ouest et Centre africaines. L'introduction du matériel originaire d'Angola pour le deuxième cycle semble valider ce raisonnement et confirmer la valeur des données

de l'électrophorèse pour traduire la divergence génétique entre origines spontanées. La distance génétique [Nei, 1975] entre l'Angola et quelques autres origines paraît ainsi approximativement corrélée à la valeur moyenne des croisements interorigines correspondants dans 4 essais situés dans des écologies différentes (Fig. 5).

4. — Nature du polymorphisme enzymatique.

L'échelle de cette étude ne permet pas de tester réellement la valeur sélective ou les effets de la sélection agronomique sur le polymorphisme enzymatique. Cependant, un ensemble de caractéristiques chez le palmier sont en faveur d'une hypothèse neutraliste des isozymes. Celle-ci considère que la majeure partie des variations génétiques au niveau moléculaire est due à la mutation et la dérive aléatoire d'allèles neutres plutôt qu'à une sélection directionnelle agissant sur ces allèles [Kimura, 1982].

Les arguments tiennent d'abord dans la nature du polymorphisme présenté par le palmier :

— grand nombre de d'allèles par locus dont l'un en fréquence majoritaire [Chakraborty *et al.*, 1980] ;

— distribution des fréquences alléliques liée à la mobilité électrophorétique relative des allèles de part et d'autre de cet allèle commun (« step-wise mutation model » de Ohta et Kimura [1973]) ;

— hétérozygotie observée dépendante du nombre d'allèles présents dans les origines ;

— bonne corrélation entre origines ($r = 0,77$; $P > 0,95$) du nombre moyen d'allèles par locus avec les valeurs calculées en fonction de la taille efficace des origines ([Ewens, 1979], suivant le « infinitely many alleles model » de Kimura et Crow [1964]).

Un autre élément favorable au neutralisme des isozymes est l'effet apparemment beaucoup plus quantitatif que qualitatif de la sélection agronomique sur le polymorphisme enzymatique. En effet, malgré leur différenciation phénotypique accusée, les palmiers Déli viennent se positionner entre les pôles guinéen et congolais sur les AFC, en accord avec un polymorphisme réduit et l'absence d'allèles rares. Les distances génétiques que l'on peut calculer sur ce type de matériel ne traduisent plus que les effets d'une dérive génétique intense, récemment acquise, et n'ont plus alors la signification de divergence génétique comme elles pouvaient le prétendre entre origines spontanées. La

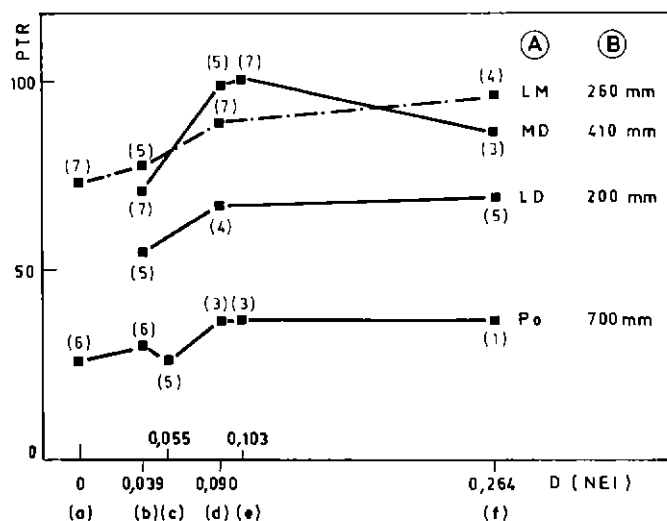


FIG. 5. — Distances génétiques moyennes, D (NEI), entre origines et production totale annuelle de régimes moyenne de leurs croisements ; PTR - kg, on 4 stations.

— A : Stations

LM La Me (Côte d'Ivoire - Ivory Coast) - essai (trial) : LM-GP 12 (moyenne - mean) ;

MD Mondoni (Cameroun - Cameroon) - essai (trial) : MD-GP 6 (moyenne - mean) ;

LD La Dibamba (Cameroun - Cameroon) - essai (trial) : LD-GP 6 (moyenne - mean) ;

Po Akpadanou (Bénin) - essai (trial) : PO-GP 10 (moyenne - mean).

— B : DH - déficit hydrique annuel moyen (Mean annual water deficit).

— Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de croisements observés (The figures in brackets indicate the number of crosses observed).

— (a) : Angola × Angola — (b) : Angola × Zaire — (c) : Angola × Nigeria — (d) : Angola × Déli — (e) : Nigeria × Déli — (f) : Angola × C. d'Ivoire (I. Coast).

figure 5 montre bien que la bonne valeur en croisement des palmiers Déli n'est plus rendue par la simple mesure de la distance génétique.

5. — Ressources génétiques.

La possibilité d'estimer quelques paramètres de variabilité génétique et d'interpréter sa nature offre matière à réflexion pour les ressources génétiques du palmier.

Le nombre moyen d'allèles par locus constitue, en particulier, un bon guide pour apprécier, d'une façon relative, l'efficacité de l'échantillonnage de la variabilité génétique réalisée par les prospections ou existant dans le matériel en sélection. La corrélation entre origines des valeurs théoriques et observées de ce paramètre tendrait à montrer qu'il serait avant tout directement lié à la taille efficace de l'échantillon prélevé, quelle que soit son origine. En fait, c'est l'échantillonnage réduit des origines qui explique cette corrélation. Compte tenu des limites techniques de l'électrophorèse, il est certain que l'augmentation des effectifs annulerait la corrélation et mettrait mieux en évidence les véritables différences de variabilité génétique intra-origine, particulièrement entre Angola et Nigeria, confirmant ainsi le caractère secondaire de cette dernière. Un échantillonnage réduit, l'équivalent de 45 individus spontanés répartis le long du golfe de Guinée, a permis ainsi de recueillir 3,47 allèles en moyenne par locus, soit près de la moitié du nombre total d'allèles attendu [Ewens, 1979]. L'intérêt de collecter l'ensemble des allèles, en particulier ceux en fréquence rare, dépend de la signification que l'on attribue à leur présence. Celle-ci est fonction de leur fréquence et de leur répartition dans les populations et détermine en retour la stratégie optimale de prospection. Une forte proportion d'allèles localisés pourrait traduire des phénomènes adaptatifs et inciter à favoriser l'échantillonnage des populations à celui des individus par population [Brown, 1978 ; Brown et Munday, 1982]. Ceci ne semble pas être le cas chez le palmier ; la spécificité des allèles rares est peu mar-

quée et redondante avec les variations balancées des allèles en fréquence intermédiaire.

Il en découle qu'une stratégie de ressources génétiques du palmier peut, au niveau local, ne s'attacher qu'à la taille efficace des échantillons à collecter, avant la recherche de réponses adaptatives à l'environnement, mais qu'au niveau de l'espèce, elle doit passer par l'échantillonnage des structures génétiques fortes détectées en Côte d'Ivoire, au Bénin ou en Angola s.l. (bassin du fleuve Zaïre).

CONCLUSION

La nature du polymorphisme que l'on a observé chez le palmier à huile rend délicate son analyse dans les conditions présentes d'échantillonnage. Cependant, l'ensemble des données biologiques, historiques et enzymatiques permet de dégager une interprétation possible de cette variabilité génétique.

Grâce à des caractéristiques biologiques favorables et une large dispersion par l'homme, le palmier a pu développer et maintenir une grande variabilité génétique. Les facteurs propices à une différenciation locale n'étant en revanche que rarement réunis simultanément et de façon durable dans les conditions de milieu homogène de la forêt tropicale humide, celle-là reste sans doute chez le palmier une caractéristique secondaire, sans valeur adaptative. La discontinuité de la variation génétique lorsque l'on passe de la zone congolaise à la zone guinéenne, notamment en Côte d'Ivoire, prend alors une importance particulière. Elle suggère que les événements paléoclimatiques qui ont affecté l'ensemble de la flore d'Afrique de l'Ouest en sont responsables. En comparaison d'autres espèces spontanées à distribution identique, la différenciation apparaît atténuée chez le palmier mais suffisamment marquée pour que des croisements entre les deux groupes d'arbres fassent preuve d'hétérosis. En cela se justifie un schéma de sélection récurrente réciproque entre les palmiers ouest et centrafricains et une stratégie de ressources génétiques adaptée.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BENZECRI J. P. (1973). — L'analyse des correspondances. In : *L'analyse de données*, T. 2, Dunod, Paris, 616 p.
- [2] BERCHOUX C de, GASCON J P (1965) — Caractéristiques végétatives de cinq descendances d'*Elaeis guineensis* Jacq Premières données biométriques. Relations entre divers caractères et la production. *Oléagineux*, 20, N° 1, p. 1-7.
- [3] BERTHAUD J (1984). — Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes. Evaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquence pour l'application. *Thèse d'Etat*, Univ. Paris XI, Centre Orsay, France, 364 p.
- [4] BROWN A H D. (1978). — Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. *Theor. Appl. Genet.*, 52, p. 145-157.
- [5] BROWN A. H. D. (1979). — Enzyme polymorphisme in plant populations. *Theor. Population Biol.*, 15, p. 1-42.
- [6] BROWN A. H. D., MUNDAY J. (1982). — Population genetic structure and optimal sampling of land races of barley from Iran. *Genetica*, 58, p. 85-96
- [7] BROWN A. H. D., WEIR B. S (1983). — Measuring genetic variability in plant populations. In : *Isozymes in plant genetics and breeding*, Part. A, Tankslev S D, Orton T. J., Elsevier, Amsterdam, New York, 516 p.
- [8] CHAKRABORTY R., FUERST P. A., NEI M. (1980). — Statistical studies on protein polymorphism in natural populations. III. — Distribution of allele frequencies and the number of alleles per locus *Genetics*, 94, p 1039-1063
- [9] COMSTOCK R E., ROBINSON H. F., HARVEY P. H (1949). — A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, 41, p. 360-367.
- [10] EL-KASSABY Y. (1982) — Associations between allozyme genotypes and quantitative traits in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (mirb.) Franco). *Genetics*, 101, p. 103-115.
- [11] EWENS W. J. (1979) — *Mathematical populations genetics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 325 p.
- [12] GASCON J. P., BERCHOUX C de (1964). — Caractéristiques de la production d'*Elaeis guineensis* (Jacq) de diverses origines et de leurs croisements Application à la sélection du palmier à huile. *Oléagineux*, 19, N° 2, p. 75-84.
- [13] GASCON J. P., NOIRET J. M., BÉNARD G. (1966). — Contribution à l'étude de l'hérédité de la production de régimes d'*Elaeis guineensis* Jacq. Application à la sélection du palmier à huile *Oléagineux*, 21, N° 11, p. 657-661.
- [14] GASCON J. P., NOIRET J. M., MEUNIER J (1969). — Effets de la consanguinité chez *Elaeis guineensis* Jacq. *Oléagineux*, 24, N° 11, p. 603-607.
- [15] GASCON J. P., JACQUEMARD J. C., HOUSSOU M., BOUTIN D., CHAILLARD M., KANGA FONDJO F. (1981). — La production de semences sélectionnées de palmier à huile *Elaeis guineensis* (trilingue fr.-angl.-esp.) *Oléagineux*, 36, N° 10, p. 475-486.
- [16] GHESQUIÈRE M. (1984). — Polymorphisme enzymatique chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq). I — Contrôle génétique de neuf systèmes enzymatiques (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 39, N° 12, p 561-574
- [17] HAMRICK J. L., MITTON J. B., LINHART Y. B. (1979) — Levels of genetic variation in trees: influence of life history characteristics In : *Proceedings of symposium on isozymes of North American forest trees and forest insects* July 27, Berkeley, Ca, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PSW-48, 64 p

- [18] HARTLEY C. W. S. (1977) — *The oil palm*. Longman, London, New York, 806 p.
- [19] JACQUEMARD J. C., MEUNIER J., BONNOT F. (1981). — Etude génétique de la reproduction d'un croisement chez le palmier à huile *Elaeis guineensis*. Application à la production de semences sélectionnées et l'amélioration (bilingue fr-angl.). *Oléagineux*, 36, N° 7, p. 343-352.
- [20] KIMURA M. (1982) — The neutral theory as a basis for understanding the mechanism of evolution and variation at the molecular level. In : *Molecular evolution, protein polymorphism and the neutral theory*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 363 p.
- [21] KIMURA M., CROW J. F. (1964). — The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49, p. 725-738.
- [22] MEUNIER J. (1969). — Etude des populations naturelles d'*Elaeis guineensis* en Côte d'Ivoire. *Oléagineux*, 24, N° 4, p. 195-201
- [23] MEUNIER J., GASCON J. P., NOIRET J. M. (1970) — Héritéité des caractéristiques du régime d'*Elaeis guineensis* Jacq. en Côte d'Ivoire. Héritabilité Aptitude à la combinaison. *Oléagineux*, 25, N° 7, p. 377-382
- [24] MEUNIER J., GASCON J. P. (1972) — Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO (bilingue fr-angl.). *Oléagineux*, 27, N° 1, p. 1-12.
- [25] MEUNIER J. (1976). — Les prospections de Palmacees. Une nécessité pour l'amélioration des palmiers oléagineux (bilingue fr-angl.). *Oléagineux*, 31, N° 4, p. 153-157
- [26] NEI M. (1975). — *Molecular population genetics and evolution*. Elsevier, Amsterdam, New York, 288 p.
- [27] NOIRET J. M., GASCON J. P., BÉNARD G. (1966) — Contribution à l'étude de l'hérédité des caractéristiques de la qualité du régime et du fruit d'*Elaeis guineensis* Jacq. Application à la sélection du palmier à huile. *Oléagineux*, 21, N° 6, p. 343-349.
- [28] OHTA T., KIMURA M. (1973). — A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genet. Res. Camb.*, 22, p. 201-204.
- [29] PRICE S. C., SHUMAKER K. H., KAHLER A. L., ALLARD R. W., HILL J. E. (1984) — Estimates of population differentiation obtained from enzyme polymorphisms and quantitative characters. *J. Hered.*, 75, p. 141-142.
- [30] RAJANAIDU N., ARASU N. T., OBASOLA C. O. (1979) — Collection of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Genetic material in Nigeria. II. — Phenotypic variation of natural population. *MARDI Res. Bull.*, 7, N° 1, p. 1-27
- [31] RAJANAIDU N. (1980). — Oil palm genetic resources current methods of conservation. *International Symposium on Conservation Inputs from Life Sciences*, Bang, Malaysia, 27-30 octobre
- [32] WHITE F. (1979). — The Guineo-Congolian Region and its Relationships to other Phytochoria. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 49, p. 11-55.

SUMMARY

Enzyme polymorphism in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). II. — Variability and genetic structure of seven origins of oil palm.

M. GHESQUIÈRE, *Oléagineux*, 1985, 40, N° 11, p. 529-540.

Analysis of the polymorphism of 15 enzyme loci in 6 origins of oil palm from West Africa : Ivory Coast, Benin, Nigeria, Cameroon, Zaïre, Angola and a sample of Deli palms : Indonesia — Malaysia, shows that there exists considerable genetic variability in the oil palm whose structure tends to set in opposition West African and Central African origins. The results, given the biological and historical characteristics of the oil palm, enable more general discussion of the nature of the genetic variability brought to light through electrophoresis and consideration from a different angle of the improvement and conservation of the oil palm's genetic resources.

RESUMEN

Polimorfismo enzimático en la palma africana (*Elaeis guineensis* Jacq.). II. — Variabilidad y estructura genética de siete orígenes de palmas.

M. GHESQUIÈRE, *Oléagineux*, 1985, 40, N° 11, p. 529-540.

El análisis del polimorfismo de 15 loci enzimáticos en 6 orígenes de palma africana del África occidental — Costa de Marfil, Benin, Nigeria, Camerún, Zaire, Angola — y en una muestra de palmas Deli : Indonesia — Malasia, muestra que existe una importante variabilidad genética en la palma, cuya estructura tiende a oponer los orígenes Oeste y Centro africano. Después de cotejar los resultados con la características biológicas e históricas de la palma, se puede discutir a un nivel más general sobre la índole y la variabilidad genética evidenciada por electroforesis, considerándose bajo otra perspectiva la mejora y conservación de los recursos genéticos de la palma africana.

Enzyme polymorphism in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)

II. — Variability and genetic structure of seven origins of oil palm (1)

M. GHESQUIÈRE (2)

INTRODUCTION

An oil palm improvement scheme [Meunier and Gascon, 1972] has been used by the IRHO since 1957. It is based on the recurrent reciprocal selection method proposed by Comstock *et al.* [1949] for maize. As the reduced genetic base of the original material risks being reduced even further with the development of selection, it is more and more necessary to bear in mind genetic variability [Meunier, 1976]. Prospections have been carried out in

this direction [Meunier, 1969 ; Rajanaidu, 1980]. Beyond the practical problems of collection, assessment and maintenance which they impose, another difficulty is to valorize them within current selection schemes.

Enzyme electrophoresis techniques applied to pollen extracts now enable the individual determination of the oil palm genotype for 15 of their genes or loci. It therefore appeared appropriate to examine genetic variability and its structure among certain origins of oil palm representative of West Africa, so as to add new elements for breeding and genetic resources topics.

I. — MATERIAL AND METHODS

The enzyme polymorphism analysis was carried out on 220 individuals (3) of various origins in West Africa where the oil palm is spontaneous and widespread : Ivory Coast, Benin,

(1) The first part of this article « Genetic Control of nine Enzyme Systems » appeared in the December 1984 issue of *Oléagineux* (p. 561-574)

(2) Electrophoresis Laboratory, CIRAD, B.P. 5035, 34032 Montpellier, Cedex (France).

(3) Pollen samples were collected by the following stations : La Mé, Dabou (Ivory Coast) and Akpadanou (Benin). The Widikoum population was prospected by C. Chaîne in 1982 in Cameroon.

Nigeria, Cameroon, Zaire, Angola and in South-East Asia where it was introduced last century : Deli oil palms from Indonesia and Malaysia (Table I).

The Deli oil palms and those from Zaire used in this study (Yangambi-Sibiti progenies) have already undergone several selection cycles. Their origin and their pedigree make it possible, in particular, to attribute to them a fair rate of inbreeding. They were therefore analysed as opposed to the other African origins considered to be close to the spontaneous state.

Electrophoresis was carried out on pollen extracts using polyacrylamide and starch gels for nine enzyme systems : Acid phosphatases (Acp), Endopeptidase (Endo), Glutamate Oxaloacetate Transaminase (Got), Isocitrate dehydrogenase (Idh), Malate dehydrogenase (Mdh), Phosphogluconate dehydrogenase (Pdg), Phosphoglucose isomerase (Pgi), Phosphoglucose mutase (Pgm), Shikimate dehydrogenase (Skdh). The genetic control of enzyme systems, attributed initially to the existence of 38 alleles governed by 14 loci [Ghesquière, 1984] has been extended in this analysis to 15 polymorphic loci presenting a total of 52 alleles. The correspondence of allelic numbering between the two studies is given in Table III.

The calculation of allelic frequencies takes into account the nature of the progenies and their effective numbers :

— in the case of selfs or crosses, the most probable parental genotype(s) was (were) deduced. The allelic frequencies in the parent population were obtained by weighting these genotypic frequencies with the probability of gathering all the parental alleles in a progeny of n individuals based on the most unfavorable case : completely heterozygous parent(s) with no allele in common ;

— for natural or illegitimate pollinations, the allelic frequencies were estimated directly from the progenies. In the case of strictly allogamous reproduction, such as the oil palm, the effective number attached to each estimate therefore only depend upon the number of off-springs observed [Brown and Weir, 1983].

Thus, it was possible to calculate the mean allelic frequencies for each origin by weighting the genotypic frequencies or that of the progenies with effective numbers corresponding to each situation.

II. — RESULTS

I. — Intra-origin variability.

The comparison of genetic variability for the 7 origins of oil palm had to take into account their limited effective number (Table II, Fig. 1). The number of polymorphic (P) loci appears to be roughly linked to the effective number (N_e), but soon becomes non-discriminating ; in practice, as soon as N_e exceeds 6, P oscillates between 13 and 14 polymorphic loci. The number of alleles per polymorphic locus (AP), however, fluctuates more widely and, apparently, independently from P and N_e . The individual heterozygosity observed (H_o) very closely follows the variations in AP ($r = 0.92$; $P > 0.99$). Therefore, it seems to be due only to the number of alleles available in each origin. Finally, it can be noted that Angola constitutes an optimum for all the variability parameters observed and that Benin offers considerable allelic richness.

Deli oil palms are characterized by too great a polymorphism given the effective number they represent. The excess is due to a unique individual in the UR-6 progeny which renders 3 loci polymorphic, bringing in 4 new alleles (Table IV). The variability of Deli oil palms, once this progeny is removed, corresponds more with what can be expected from material originating from 4 oil palms introduced in Java in 1848. Removal of the UR-6 progeny is not enough, however, to reduce the heterozygosity observed, which, for all material of Ulu Remis origin, is twice that of other Deli oil palms.

The histogram of allelic frequencies for all « spontaneous » origins taken together is characterized by a « U » distribution with three classes of alleles (Fig. 2). Out of a total of 52, the following are observed :

- 22 rare alleles, frequency < 0.1 ;
- 13 common alleles, frequency > 0.6 ;
- 17 alleles of intermediate frequency, $0.1 < f < 0.6$.

The study of the frequency ratio for the two most frequent alleles at each locus shows that, with the exception of the loci Got A and Idh, one allele largely predominates over the others (Fig. 2). The disequilibrium even becomes extreme for the Endo

and Acp An.B loci, where only the rare alleles remain around the common allele.

It is the presence of these alleles of rare and intermediate frequency which thus determines the polymorphism of the loci. If, bearing in mind available effective size, the level of significant frequency ($P > 0.95$) for these alleles in a given origin is fixed at 0.15 (1), it is possible to make a more precise comparison of the genetic variability of origins (Table V).

The Angola origin is always characterized by maximum polymorphism, but with a low proportion of rare alleles in significant presence. In Cameroon, Benin and the Ivory Coast, polymorphism is a little further reduced with, in the above order of origins, an increasing number of rare alleles. The Nigeria is grouped in extreme position along with the Deli oil palms and those from Zaire : few polymorphic loci and no rare alleles.

2. — Inter-origin differentiation.

Factorial analyses of correspondence (FAC) [Benzecri, 1973] were performed to see whether or not there exist sufficiently strong allelic associations between loci to differentiate oil palm origins. They were undertaken on a sample of 63 individuals of « spontaneous » origin, described by the presence of 26 alleles at the 15 loci : the 17 intermediate frequency alleles and 9 rare alleles significantly present in at least one origin.

A first FAC, based on the presence of these 26 alleles, results in a plane projection where 32 p. 100 of the total inertia of the sample is described (Fig. 3). Two groups of oil palms, from the Ivory Coast and Benin, can clearly be distinguished from a central group where the Angola, Cameroon and Nigeria origins are tightly packed (Fig. 3 A). The projection along this plane of Deli and Zaire palms as additional individuals reveals strong homology with the Central Africa group of oil palms, with a notable dispersion of Deli palms along the horizontal axis towards the Ivory Coast (Fig. 3 B).

A second FAC carried out exclusively in the presence of 17 intermediate frequency alleles makes it possible to have a better idea of the structure of the central group (Fig. 4). The horizontal axis still remains an axis of major differentiation (26 p. 100 inertia) clearly characterizing the Ivory Coast origin, whereas the Benin oil palms fall between the Ivory Coast and the central group (Fig. 4 A). In this central group the Nigeria and Cameroon oil palms still remain very intricate, whereas the vertical axis (10 p. 100 inertia) reveals the wide genetic diversity of the Angola oil palms through its considerable dispersion. As for the Deli and Zaire oil palms, the removal of rare alleles causes them to slide towards the centre of the plane with considerable scattering of their dispersion ; this is particularly the case with Deli oil palms, certain of which reach the limits of the zone occupied by the Ivory Coast (Fig. 4 B).

The proportion of the effects corresponding to rare and intermediate frequency alleles also makes it possible to have a better understanding of the type of differentiation observed for each origin. The particularity of Benin oil palms is merely due to the presence of a high proportion of rare alleles, whilst for Ivory Coast oil palms it is also explained by original combinations of intermediate frequency alleles at several loci. In the central group, taking into account rare alleles does not result in the partitioning of origins and suggests that the rare alleles are randomly distributed. The variations of intermediate frequency alleles, however, disassociate the Angola origin from those of Cameroon and Nigeria and highlight considerable centred variability in the Deli and Zaire oil palms.

The involvement of rare alleles must not be allowed to mask the quantitative nature of the differentiation. Out of the 9 rare alleles, only 2 alleles appear specific to the Ivory Coast and Benin on the one hand and Angola and Cameroon on the other. Differentiation in the oil palm is much more fundamentally characterized on all the loci, through the reduction in frequency of the most commonly occurring allele, to the benefit of 1 or 2 intermediate frequency alleles.

III. — DISCUSSION

1. — Intra-origin variability.

Except for Nigeria, it would seem that enzyme polymorphism is always maintained among oil palms of spontaneous origin, particularly in Angola. The levels of variability are therefore compati-

(1) The Acp An.A locus was not analysed for all the individuals and is not concerned by this level.

ble with those observed in numerous spontaneous species with a biology comparable to that of the oil palm : perenniality, allogamy, high fertility, wide geographical distribution [Hamrick *et al.*, 1979].

It is at the level of the proportion of rare and intermediate frequency alleles that the differences in genetic variability between origins appear. The Deli and Zaire oil palms thus reveal all of the characteristics of materials removed from the spontaneous state by several generations of selection from a limited pool. Reduced polymorphism, heterozygosity explained uniquely through the presence of intermediate frequency alleles and the appearance of the particular associations of these alleles to a few loci show, in effect, that their genetic variability has been generally impoverished and no doubt considerably re-arranged in the case of Deli oil palms. The unexpected heterozygosity of Ulu Remis progenies would then suggest that this material would have been widely introgressed by various African origins introduced secondarily into post-war South-East Asia.

2. — Inter-origin differentiation.

The study of spontaneous origins reveals a genetic structure opposing the origins of the Guinea zone (Ivory Coast, Benin) to those of the Congo zone (Angola, Cameroon, Nigeria). Inside the latter zone enzyme polymorphism does not reveal any particular genetic organization, but decreases overall from the Angola origin to the Nigeria origin. The Angola oil palms therefore act as the reference to mark the differentiation of origins in the Guinea zone, particularly the Ivory Coast. The particular status of the Benin oil palms (genetic structure of the Congo zone and rare alleles of the Guinea zone) would suggest that this region constitutes a transition area between the two zones. Finally, although it is difficult to establish allelic affiliations for material with low polymorphism, it is probable that Deli oil palms owe their origins to a region where there existed wide, undifferentiated genetic variation, such as the Angola.

This discontinuity in genetic diversity between the West African and Central African origins seems to be generally applicable to all African flora (phytogeographic classification, White [1979]). Bertaud [1984] also reveals this among species of the *Coffea* genus where fixing of specific alleles to each of the regions is frequently observed. This apparently results from a succession of dry and humid periods which gave rise to phases of extension and regression of the Guinean and Congolese forest masses. The low polymorphisms of the Nigeria, which is located between the two masses supports this hypothesis. However, the introgressed character of the Benin's variability and the absence of specific alleles fixed in each of the regions, suggests that the genetic differentiation of the oil palm is considerably diminished compared with spontaneous species. Human factors are no doubt responsible for this, through the widespread dispersion of the species which they have brought about ; this also seems to be confirmed by the close relation between the density of human and oil palm populations [Hartley, 1977], or the panmictic deviation in certain palm groves [Meunier, 1969]. In effect, the oil palm is found throughout the humid forest belt of West Africa, whilst its biological characteristics, particularly its slow growth rate compared with perennial dicotyledons, should have been confined in several favorable habitats, such as along the edges of rivers.

From a phenotype point of view, the variations in morphological characters between oil palm populations of the same geographical origin remain coherent with the nature of their enzyme diversity. Whether observed during prospections in the Ivory Coast [Meunier, 1969] or in Nigeria from progenies planted in experimental designs [Rajanaidu *et al.*, 1979], almost 80 p. 100 of phenotypic variance remains on an individual basis. When all the material analysed is considered, phenotypic differentiation is more marked. Through various vegetative characters and through their production and bunch quality [Gascon and de Berchoux, 1964 ; de Berchoux and Gascon, 1965] the oil palms from the Guinea zone can indeed be distinguished from Zaire progeny and particularly from Deli oil palms. The high heritability (s.s.) of certain characters [Meunier *et al.*, 1970 ; Jacquemard *et al.*, 1981] indicates that part of this differentiation could have been added to recently during the first improvement programmes [Meunier and Gascon, 1972]. However, a certain analogy between Deli and Angola palms as regards bunch production, suggests that there is in fact, real phenotypic differentiation between spontaneous oil palms of the Guinean and Congolese zones.

Differentiation at enzyme level is not generally associated correlatively with phenotypic differentiation in allogamous plants [Brown, 1979 ; El-Kassaby, 1982], unlike autogamous plants [Price *et al.*, 1984]. In effect, intense restriction of recombination

through linkage and epistatic selection between morphological characters and enzyme loci are necessary to maintain this type of genetic disequilibrium in a same population of allogamous plants. Without discarding this possibility, subdivision of the area throughout which the oil palm is distributed seems sufficient in itself for a genetic structure of enzyme polymorphism to be superimposed over morphological differentiation, through without a link between cause and effect.

3. — Genetic improvement.

The obvious complementarity of yield components (number and average weight of bunches) between Deli oil palms and those from the Ivory Coast was one of the factors which led the IRHO to opt for a recurrent reciprocal selection method between Deli oil palms and the rest of the African oil palms. The results of the first cycle proved the value of these crosses, particularly Deli × Ivory Coast. More generally, it was shown that the good complementarity of yield factors was not the only factor involved, but that a heterosis phenomenon also occurred, both for bunch production [Gascon *et al.*, 1966] and for quality [Noiret *et al.*, 1966]. Various observations confirmed this later : pronounced depression due to inbreeding [Gascon *et al.*, 1969], considerable amount of non-additive genetic variance in heritability of yield factors [Meunier *et al.*, 1970 ; Jacquemard *et al.*, 1981], absence of significant station × cross interactions in the multi-site trials [Gascon *et al.*, 1981].

The genetic divergence revealed through electrophoresis between origins of the Guinean and Congolese zones could be an explanatory factor in the heterosis which their crosses reveal. It can thus be wondered whether the value of Deli × Ivory Coast crosses constitutes a special case, limited to the short term, in a selection scheme which would more rationally exploit the genetic structure of the oil palm by opposing West African and Central African origins. The introduction of material originating from Angola for the second cycle seems to validate this reasoning and confirm the validity of the data obtained from electrophoresis in representing the genetic divergence between spontaneous origins. The genetic distance [Nei, 1975] between the Angola oil palm and certain other origins thus appears to be approximately correlated with the mean value of corresponding inter-origin crosses in 4 trials located in different ecologies (Fig. 5).

4. — Nature of enzyme polymorphism.

Given the scale of this study, it is not possible to actually test the selective value or the effects of agronomical selection on enzyme polymorphism. However, a set of characteristics in the oil palm favours a neutralist hypothesis of isozymes. This hypothesis considers that the major part of the genetic variations at molecular level is due to the mutation and random drift of neutral alleles, rather than directional selection acting upon these alleles [Kimura, 1982].

The arguments are based, first of all, on the nature of the polymorphism existing in the oil palm :

- large number of alleles per locus, one of which is in majority frequency [Chakraborty *et al.*, 1980] ;
- distribution of allelic frequencies associated with the relative electrophoretic mobility of alleles either side of this common allele (« step-wise mutation model », Ohta and Kimura [1973]) ;
- observed heterozygosity dependent upon the number of alleles present in the origins ;
- good correlation between origins ($r = 0.77$; $P > 0.95$) of the average number of alleles per locus with the values calculated in accordance with the effective size of origins ([Ewens, 1979], following the « infinitely many alleles model » or Kimura and Crow [1964]).

Another element which favours the neutralism of isozymes is the apparently more quantitative than qualitative effect of agronomical selection on enzyme polymorphism. In effect, despite their pronounced phenotypic differentiation, Deli oil palms fall between the Guinea and Congo poles on the FAC, corresponding to reduced polymorphism and the absence of rare alleles. The genetic distances which can be calculated on this type of material only reveal the effects of recently acquired intense genetic drift and therefore no longer have the significance of genetic divergence as could have been claimed between spontaneous origins. Figure 5 shows clearly that the good cross value of the Deli oil palms is no longer given through the simple measurement of genetic distance.

5. — Genetic resources.

The possibility of estimating certain parameters of genetic variability and interpreting its nature provides food for thought regarding the genetic resources of the oil palm.

The average number of alleles per locus constitutes, particularly, a good guide for assessing, in a relative manner, the effectiveness of genetic variability sampling carried out through prospection, or existing in the material undergoing selection. The correlation between origins of the expected and observed values of this parameter tends to show that it would be directly linked to the effective size of the collected sample, whatever its origin. In fact, it is our reduced sampling that explains this good correlation. Given the technical limits of electrophoresis, increasing the sampling of origins would undoubtedly annul this correlation and better highlight the real differences in intra-origin genetic variability, particularly between the Angola and Nigeria origin, thereby confirming the drifted nature of the latter. Reduced sampling, the equivalent of 45 individuals distributed along the Gulf of Guinea, has made it possible to gather 3.47 alleles, on average, per locus, i.e. almost half the total number of alleles expected [Ewens, 1979]. The advantage of collecting all the alleles, especially the rare alleles, depends on the significance given to their presence. The significance given depends on their frequency and their distribution throughout the populations and consequently determines the optimum prospection strategy. A high proportion of localized alleles could be a sign of adaptative phenomena and lead to preference being given to the sampling populations rather than that of individuals per population [Brown, 1978 ; Brown and Munday, 1982]. This does not appear to be the case with the oil palm ; the specificity of rare alleles is little marked and redundant with the balanced variations of intermediate frequency alleles.

The result is that a strategy of oil palm genetic resources can, at local level, attach itself only to the effective size of the samples to

be collected, before research is carried out into adaptative responses to the environment ; at species level, however, this strategy has to pass through sampling of the strong genetic structures detected in the Ivory Coast, Benin or Angola s. l. (Zaire river basin)

CONCLUSION

The nature of the polymorphism observed in the oil palm makes its analysis delicate, given current sampling conditions. However, the collection of biological, historical and enzymatic data makes it possible to determine a possible interpretation of this genetic variability.

Through its favorable biological characteristics and its widespread distribution, brought about by man, the oil palm has been able to develop and maintain wide genetic variability. However, as the factors propitious to local differentiation only rarely occur together in a durable way under the conditions of a homogeneous environment, such as that offered by humid tropical forests, it no doubt remains a secondary characteristic in the oil palm, with no adaptative value. The discontinuity of genetic variation when passing from the Congolese zone to the Guinean zone, especially in the Ivory Coast, thereby takes on particular importance. It suggests that the paleoclimatic events which affected all Western Africa flora are responsible for it. In comparison with other spontaneous species, with identical distribution, differentiation appears to be diminished in the oil palm, though sufficiently marked for crosses between the two groups of trees to reveal heterosis. Through this alone, a recurrent reciprocal selection scheme between West African and Central African oil palms and an adapted genetic resources strategy are justified.



ATELIERS DE CONSTRUCTION
DE **HERSTAL**
société anonyme



**POMPES INDUSTRIELLES
ET HYDROCYCLONES**
pour LIQUIDES CHARGES et ABRASIFS

Nombreuses références dans :

- les huileries de palme
- le transport hydraulique des minerais
- les lavoirs à charbon
- les cimenteries

**RUE HAYENEUX 148
B - 4400 — HERSTAL
(BELGIQUE)**
Tél. (041) 64 08 40 (3 l.)
Télex : 42107 « erstal b »

