

Analyse de la fertilité durant l'évolution des régimes chez l'hybride interspécifique de palmier à huile *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*

J. SCHWENDIMAN (1), P. PALLARES (1), P. AMBLARD (2) et L. BAUDOUIN (1)

Résumé. — L'évolution de la fertilité des fleurs femelles a été suivie, à l'aide de coupes, depuis le jour de l'anthèse jusqu'à l'âge de 3 mois, les régimes concernés étant ensuite analysés à leur maturité. Deux combinaisons hybrides, dénommées Brésil × La Mé et Brésil × Yangambi ont été comparées : il s'agit de *E. melanococca* du Brésil croisé respectivement avec deux écotypes de *E. guineensis*, l'un originaire de La Mé et l'autre de Yangambi. Diverses catégories florales, selon les états possibles des sacs embryonnaires (noués, normaux non développés ou indifférenciés), ont été reconnues. Le jour de l'anthèse, les taux de normalité sont proches chez l'hybride Brésil × La Mé (42,5 %) et l'hybride Brésil × Yangambi (49,6 %), mais les variances sont importantes car certains arbres atteignent des valeurs extrêmes (de 19,4 à 72,7 %). Trente jours après l'anthèse, de l'ensemble des sacs embryonnaires, seuls 11,4 % (Brésil × La Mé) et 13,1 % (Brésil × Yangambi) sont effectivement développés, correspondant à des taux respectifs de nouaison de 32,4 % et 36,3 %. Ces valeurs restent identiques 3 mois après l'anthèse ; une remarquable concordance des résultats s'observe pour les taux de nouaison durant toute l'évolution du régime, y compris lorsque ce dernier est parvenu à maturité. A ce dernier stade, on constate une importante différence de comportement : chez l'hybride Brésil × La Mé, aux fruits noués (dits rouges à coques), vient presque toujours s'ajouter une quantité (variable selon les croisements et les arbres) de fruits parthénocarpiques rouges, d'où certains régimes d'excellente qualité. Ce phénomène, presque inexistant chez l'hybride Brésil × Yangambi, réduit considérablement l'intérêt pratique de cette dernière combinaison.

Dans un article précédent [Schwendiman *et al.*, 1982], nous avons procédé à un premier examen des accidents de fertilité qui se produisaient chez l'hybride F_1 interspécifique issu du croisement entre *Elaeis melanococca* et *E. guineensis*. On avait notamment constaté que, dans les fleurs femelles, l'absence de normalité d'une fraction importante des sacs embryonnaires rendait compte en partie de certains de ces accidents. De plus, il fut remarqué que même en pollinisation assistée par du pollen de *E. guineensis*, seule une fraction des sacs embryonnaires normaux se montrait capable de poursuivre son développement. Ces observations avaient porté sur des fleurs prélevées soit le jour de l'anthèse, soit 10 jours après celle-ci et à ces stades, une fertilité supérieure était présente lorsque le parent *E. melanococca* provenait du Brésil, par comparaison avec une origine colombienne.

Nous poursuivrons ici cette analyse du devenir des fleurs femelles, qui seront observées évidemment le jour de l'anthèse, puis à 1 et 3 mois de développement, l'analyse des régimes étant faite à leur maturité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux combinaisons F_1 ont été suivies : *E. melanococca* du Brésil croisé avec deux écotypes de *E. guineensis*, l'un originaire de La Mé (Côte d'Ivoire) (dénommé ultérieurement hybride Brésil × La Mé), l'autre de Yangambi (Zaire) (hybride Brésil × Yangambi). Pour chaque combinaison, 18 arbres appartenant à 3 croisements différents ont été examinés.

Les fleurs femelles, fixées dans le Crafi I durant 24 h,

lavées à l'eau courante pendant 6 h, sont ensuite conservées dans l'alcool à 70°. Il est apparu qu'il devenait possible d'éviter le processus, coûteux en temps, d'inclusion à la paraffine et que des coupes à main levée, sous la loupe binoculaire à l'aide de scalpels de chirurgie, permettaient d'observer l'état des sacs embryonnaires. Si cette méthode, fort rapide, est délicate sur les fleurs prélevées le jour de l'anthèse, elle est par contre très facile sur des fleurs de 30 jours et elle devient même obligatoire sur des fleurs de 90 jours, compte tenu de la dureté de la coque même pour des hybrides de type *tenera*. Cette nouvelle procédure permet surtout d'examiner un plus grand nombre de fleurs et, dans le cas présent, il fut prélevé par régime 2 épillets le jour de l'anthèse, 1 épillet de 30 jours et 1 épillet de 90 jours.

Le jour de l'anthèse, nous avons réparti les fleurs en 4 catégories (30, 21, 12 et 03) selon qu'elles possèdent 3, 2, 1 ou 0 sacs embryonnaires normaux.

Trente jours après l'anthèse il est, cette fois, possible de reconnaître 10 catégories qui découlent bien évidemment des précédentes (Planche, Fig. 1 à 6) :

- les fleurs 30 deviendront : 3--, 21-, 12- ou -3-,
- les fleurs 21 deviendront : 2-1, 111 ou -21,
- les fleurs 12 deviendront : 1-2 ou -12,
- les fleurs 03 resteront : --3.

Cette interprétation correspond successivement au nombre :

- de sacs embryonnaires normaux qui ont été fécondés et ont généralement pris un volume considérable,
- de sacs embryonnaires normaux le jour de l'anthèse mais dont le développement ultérieur a échoué pour diverses causes,
- de sacs embryonnaires indifférenciés et qui le demeureront, ainsi que nous l'avons constaté.

Par exemple, une fleur de 30 jours dite 111 possède 1 sac embryonnaire noué, un sac embryonnaire normal non

(1) Laboratoire de Cytogénétique du GERDAT B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France)

(2) Département Sélection, I.R.H.O., Station de La Mé, B.P. 13, Bingerville (Côte d'Ivoire).

développé et un sac embryonnaire indifférencié ; elle appartenait évidemment à la catégorie 21 le jour de l'anthèse (soit 2 sacs embryonnaires normaux et 1 indifférencié).

Sur les fleurs âgées de 3 mois, nous avons tenté de conserver les catégories que nous venions d'établir mais il s'est rapidement avéré qu'une telle classification n'était plus valable et il a fallu en conséquence procéder à des regroupements. En effet, lorsque par exemple l'un des sacs embryonnaires est noué, son développement devient tel qu'il n'est plus possible de déterminer avec certitude si les deux autres sacs embryonnaires présents étaient à l'origine normaux ou indifférenciés. Par contre, s'il s'agit d'un fruit non noué, il est encore facile de faire une excellente appréciation de ce qu'était l'état initial des sacs embryonnaires.

Nous verrons ultérieurement qu'avec ces quelques réserves, il existe une bonne relation entre les observations établies dans le temps.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. — Observations sur fleurs femelles le jour de l'anthèse.

Une synthèse des observations est faite dans le tableau I.

Nous donnons ci-dessous les résultats de quelques comparaisons :

En ce qui concerne le nombre moyen de fleurs par épillet (plus exactement ici : la moyenne de deux épillets prélevés, l'un au sommet, l'autre à la base du régime), on observe un avantage de l'hybride Brésil × La Mé par rapport à l'hybride Brésil × Yangambi avec 22,8 fleurs/épillet contre 16,2 (test $t = 8,56^{**}$ avec 34 ddl).

Toutes origines confondues, les fleurs sont plus nombreuses (21,1 fleurs) sur les épillets du sommet que sur ceux de la base (17,3 fleurs) ; (test $t = 6,33^{**}$ sur 70 ddl).

La normalité des sacs embryonnaires est identique sur les épillets du sommet et ceux de la base (test $t = 0,507$ NS pour 70 ddl).

Il en va de même pour la comparaison entre les deux types d'hybrides, le test ($t = 1,64$ NS pour 34 ddl) étant,

comme précédemment, effectué à partir des pourcentages transformés en $2 \text{ arc sin. } \sqrt{x}$. Il convient néanmoins de remarquer que ce résultat est la conséquence de variances importantes, avec comme valeurs extrêmes :

— pour l'hybride Brésil × La Mé : 64,1 p. 100 (arbre I 24-21-2) et 19,4 p. 100 (arbre I 24-20-23) de sacs embryonnaires normaux ;

— pour l'hybride Brésil × Yangambi : 72,7 p. 100 (arbre I 24-12-8) et 28,4 p. 100 (arbre I 24-16-20) de sacs embryonnaires normaux.

2. — Observations sur fleurs femelles, 30 jours après l'anthèse.

Il s'agit d'un épillet prélevé à la base du régime, mais deux rangs au-dessus de celui qui a servi pour les observations faites le jour de l'anthèse. Les résultats sont consignés dans le tableau II a et b.

Le nombre de fleurs par épillet est plus élevé chez l'hybride Brésil × La Mé (34,9 fleurs) que chez l'hybride Brésil × Yangambi (26,3 fleurs) (le test $t = 9,35^{**}$ pour 34 ddl). On constate que les valeurs moyennes sont ici plus fortes que celles déterminées le jour de l'anthèse, et c'est évidemment la situation de l'épillet qui explique un tel résultat.

Notre principal problème était de trouver une concordance entre les observations du jour et celles de 30 jours après l'anthèse. Les deux tableaux III et IV permettent cette confrontation.

Les fleurs avec trois sacs embryonnaires indifférenciés le jour de l'anthèse se retrouvent en proportion identique un mois plus tard (et même bien au-delà). Elles n'évoluent plus, mais restent sur l'épillet.

Corrélation entre sacs normaux (J0 et J30) : $r = + 0,561^{***}$ pour 34 ddl.

La concordance des résultats obtenus montre la possibilité de s'affranchir de l'analyse somme toute délicate le jour de l'anthèse ; on peut parfaitement déterminer par l'examen à 30 jours ce qu'était la formule florale le jour de l'anthèse. De fait, une comparaison globale des proportions respectives des quatre catégories de fleurs entre le

TABLEAU I. — Analyse de fleurs femelles le jour de l'anthèse
(Analysis of female flowers on the day of anthesis)

Origines et croisements (Varieties and crosses)	Nombre d'arbres (No. of trees)	Nombre et (%) de normalité des sacs embryonnaires (No. and % of normal embryo sacs)			Catégories florales (Floral categories)					Nombre et (%) de fleurs fécondables (No. and % of fertilizable flowers)
		normaux (normal) & (p. 100)	indifférenciés (undifferentiated)	Total	30	21	12	03	Total	
<i>E. melanococca</i> Brésil × <i>E. guineensis</i> La Mé										
LM 3255 (M5D × L1103P)	8	477 (46,2)	555	1 032	41	113	128	62	344	282 (82,0)
LM 3113 (M7D × L306P)	8	434 (40,4)	640	1 074	32	89	160	77	358	281 (78,5)
LM 3130 (M5D × L311P)	2	108 (36,7)	186	294	7	28	31	32	98	66 (67,4)
Total	18	1 019 (42,5)	1 381	2 400	80	230	319	171	800	629 (78,6)
<i>E. melanococca</i> Brésil × <i>E. guineensis</i> Yangambi										
LM 3295 (M5D × L321P)	8	345 (48,7)	363	708	35	70	100	31	236	205 (86,9)
LM 3288 (M2D × L318P)	7	427 (55,4)	344	771	55	89	84	29	257	228 (88,7)
LM 3336 (M8D × L314P)	3	95 (35,2)	175	270	6	15	47	22	90	68 (75,6)
Total	18	867 (49,6)	882	1 749	96	174	231	82	583	501 (85,9)

TABLEAU II. — Analyse des fleurs femelles 30 jours après l'anthèse
(Analysis of female flowers 30 days after anthesis)

a) Répartition des sacs embryonnaires et taux de fleurs fécondées (Distribution of embryo sacs and number of flowers fertilized)												
Origines et croisements (Varieties and crosses)	Nombre d'arbres (No. of trees)	Nombre de sacs embryonnaires (No. of embryo sacs)				Total	Nombre de fleurs (No. of flowers)					
		fécondés (fertilized) & (%)	normaux non fécondés (normal unfertilized)	indifférenciés (indifferen- ciated) & (%)	fécondées (fertilized) & (%)		non fécondées (unfertilized)	Total				
<i>E. melanococca</i> Brésil												
× <i>E. guineensis</i> La Mé												
LM 3255	8	107 (13,0)	251	468 (56,7)	826	102 (37,1)	173	275				
LM 3113	8	89 (10,5)	283	480 (56,3)	852	85 (29,9)	199	284				
LM 3130	2	20 (9,5)	37	153 (72,9)	210	18 (25,7)	52	70				
Total	18	216 (11,4)	571	1101 (58,3)	1 888	205 (32,6)	424	629				
<i>E. melanococca</i> Brésil												
× <i>E. guineensis</i> Yangambi												
LM 3295	8	94 (15,2)	254	270 (43,7)	618	87 (42,2)	119	206				
LM 3288	7	76 (14,3)	167	288 (54,2)	531	69 (39,0)	108	177				
LM 3336	3	16 (5,9)	114	143 (52,4)	273	16 (17,6)	75	91				
Total	18	186 (13,1)	535	701 (49,3)	1 422	172 (36,3)	302	474				
b) Répartition des fleurs par catégories (Distribution of flowers per category)												
Origines et croisements (Varieties and crosses)	Nombre d'arbres (No. of trees)	Catégories florales (Floral categories)										Total
		3--	21-	12-	-3-	2-1	111	-21	1-2	-12	--3	
<i>E. melanococca</i> Brésil												
× <i>E. guineensis</i> La Mé												
LM 3255	8	0	2	20	9	3	34	39	43	70	55	275
LM 3113	8	0	2	16	16	2	24	45	41	87	51	284
LM 3130	2	0	0	2	0	2	4	9	10	11	32	70
Total	18	0	4	38	25	7	62	93	94	168	138	629
<i>E. melanococca</i> Brésil												
× <i>E. guineensis</i> Yangambi												
LM 3295	8	0	2	14	15	5	39	52	27	36	16	206
LM 3288	7	2	1	6	8	2	30	31	28	38	31	177
LM 3336	3	0	0	3	5	0	3	30	10	30	10	91
Total	18	2	3	23	28	7	72	113	65	104	57	474

jour de l'anthèse et le mois suivant n'est pas significative ($X^2 = 3,14$ NS pour 3 ddl). Ce point est extrêmement important puisqu'il sera désormais permis, par une seule analyse, de déterminer simultanément le taux de « normalité » des sacs embryonnaires et la probabilité d'un développement ultérieur de ceux qui sont normalement constitués.

Trente jours après l'anthèse, sur l'ensemble des sacs embryonnaires présents, on observe que seuls 11,4 p. 100 (hybride Brésil × La Mé) et 13,1 p. 100 (hybride Brésil × Yangambi) se sont effectivement développés. Plus exactement, il convient de dire que les probabilités de développement d'un sac embryonnaire normalement constitué sont

TABLEAU III. — Pourcentages respectifs de fleurs 03 (dépourvues de sacs embryonnaires normaux)

Age	Origine	
	La Mé	Yangambi
Jour de l'anthèse	21,4	14,1
30 jours après	21,9	12,0

de 0,275 (hybride Brésil × La Mé) et 0,258 (hybride Brésil × Yangambi), probabilités qui sont plutôt faibles.

Au niveau des fleurs cette fois, on observe sur l'ensemble de celles-ci que respectivement 32,6 et 36,3 p. 100 sont fécondées. Les probabilités, calculées maintenant par rapport aux fleurs fécondables sont de 0,418 et 0,413 et ne permettent évidemment pas de mettre en évidence une quelconque différence de comportement selon l'origine géographique du parent *E. guineensis*.

TABLEAU IV. — Pourcentages respectifs de sacs embryonnaires normaux le jour de l'anthèse et 30 jours après celle-ci (cumul des sacs embryonnaires noués et des sacs normaux mais non développés)

Age	Origine	
	La Mé	Yangambi
Jour de l'anthèse	42,5	49,6
30 jours après	41,7	50,7

Nous avons calculé la corrélation entre le pourcentage des sacs normaux le jour de l'anthèse et celui des sacs effectivement développés 30 jours après : $r = 0,250$ NS pour 34 ddl. L'une des causes de cette absence de liaison significative découle déjà de l'observation que, à de rares exceptions près, un seul sac embryonnaire se développe même si les deux autres en étaient potentiellement capables ; de plus, la probabilité de développement d'un sac embryonnaire normal paraît varier considérablement selon l'arbre examiné.

3. — Observations sur fleurs femelles 3 mois après l'anthèse.

Comme nous l'avons signalé précédemment, il n'est plus possible à ce stade, et ce uniquement pour les fleurs fécondées, de reconnaître l'état initial des sacs embryonnaires ; nous avons en conséquence été contraints de procéder sur le tableau V à un regroupement d'une part entre les sacs

embryonnaires normaux non fécondés et ceux qui sont indifférenciés, d'autre part entre certaines catégories florales. Dans ce dernier cas, la comparaison entre les catégories telles qu'elles sont discernables 3 mois après l'anthèse et un même regroupement effectué sur fleurs âgées d'un mois donne un $X^2 = 8,69$ NS pour 5 ddl. Au cours du laps de temps qui s'est écoulé, le régime a poursuivi sa maturation sans changement notable, à part quelques cas rares où l'amande ne s'est pas gélifiée.

Nous avons noté antérieurement [Schwendiman *et al.*, 1982] que la première division du zygote avait lieu environ 10-12 jours après la fécondation. Sur fleurs de 30 jours, l'embryon est encore difficilement visible, ce n'est qu'un petit massif de 8 à 32 cellules, situé à la base du micropyle. L'embryon se développe très lentement dans ses premiers stades et quelques observations indiquent que son rythme de divisions paraît s'accélérer considérablement entre le 45^e et le 60^e jour. Par contre, au 90^e jour, il est proche de sa taille définitive, mais nombre d'entre eux présentent des malformations.

TABLEAU V. — Analyse des fleurs femelles 3 mois après l'anthèse
(Analysis of female flowers 3 months after anthesis)

a) Répartition des sacs embryonnaires et taux de fleurs fécondées (Distribution of embryo sacs and No. of fertilized flowers)									
Origines et croisements (Varieties and crosses)	Nombre d'arbres (No. of trees)	Nombre de sacs embryonnaires (No. of embryo sacs)			Nombre de fleurs (No. of flowers)			Total	
		fécondés (fertilized) & (%)	normaux non fécondés et indifférenciés (normal unfertilized and undifferentiated)	Total	fécondées (fertilized) & (%)	non fécondées (unfertilized)	Total		
<i>E. melanococca</i> Brésil									
× <i>E. guineensis</i> La Mé									
LM 3255	8	84 (12,9)	567	651	81 (37,3)	136	217		
LM 3113	8	98 (11,5)	757	855	95 (33,3)	190	285		
LM 3130	2	12 (7,3)	153	165	12 (21,8)	43	55		
Total	18	194 (11,6)	1 477	1 671	188 (33,8)	369	557		
<i>E. melanococca</i> Brésil									
× <i>E. guineensis</i> Yangambi									
LM 3295	8	52 (10,9)	425	477	52 (32,7)	107	159		
LM 3288	7	62 (12,3)	442	504	60 (35,7)	108	168		
LM 3336	3	14 (7,1)	184	198	14 (21,2)	52	66		
Total	18	128 (10,9)	1 051	1 179	126 (32,1)	267	393		
b) Répartition des fleurs par catégories (Distribution of flowers per category)									
Origines et croisements (Varieties and crosses)	Nombre d'arbres (No. of trees)	Catégories florales (Floral categories)							Total
		3--	-3-	21- 2-1	12- 111 1-2	-21	-12	--3	
<i>E. melanococca</i> Brésil									
× <i>E. guineensis</i> La Mé									
LM 3255	8	0	11	3	78	33	42	50	217
LM 3113	8	1	6	1	93	41	73	70	285
LM 3130	2	0	2	0	12	9	12	20	55
Total	18	1	19	4	183	83	127	140	557
<i>E. melanococca</i> Brésil									
× <i>E. guineensis</i> Yangambi									
LM 3295	8	0	11	0	52	34	43	19	159
LM 3288	7	0	10	2	58	34	36	28	168
LM 3336	3	0	2	0	14	19	24	7	66
Total	18	0	23	2	124	87	103	54	393

PLANCHE 1. — Coupes transversales à main levée dans des fleurs femelles 30 jours après l'anthèse, montrant quelques exemples des catégories florales rencontrées (*Free-hand cross sections of female flowers 30 days after anthesis, showing some examples of floral categories observed*).

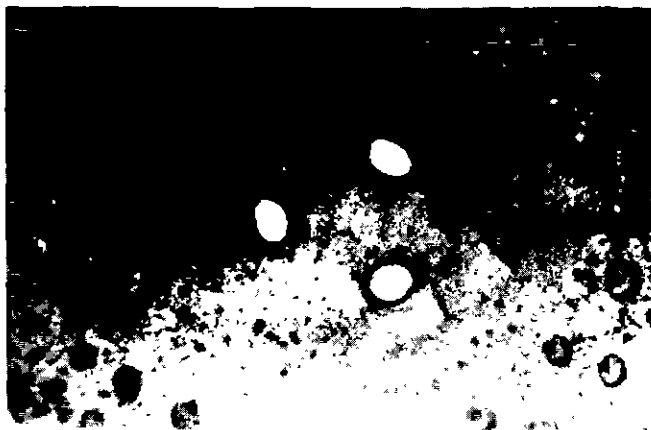


FIG. 1. — Fleur -3- avec trois sacs embryonnaires normaux non développés (-3- flower with three normal undeveloped embryo sacs) ($\times 14$).



FIG. 2. — Fleur --3 avec trois sacs embryonnaires indifférenciés (-3 flower with three undifferentiated embryo sacs) ($\times 14$).



FIG. 3. — Fleur 111 avec un sac embryonnaire noué, un sac embryonnaire normal non développé et un sac embryonnaire indifférencié (111 flower with one set embryo sac, one normal undeveloped embryo sac, and one undifferentiated embryo sac) ($\times 12,5$).



FIG. 4. — Fleur 1-2 avec un sac embryonnaire noué et deux sacs embryonnaires indifférenciés (1-2 flower with one set embryo sac and two undifferentiated embryo sacs) ($\times 7$).



FIG. 5. — Fleur 21- avec deux sacs embryonnaires noués et un sac embryonnaire normal non développé (21- flower with two set embryo sacs and one normal undeveloped embryo sac) ($\times 4,5$).



FIG. 6. — Fleur -21 avec deux sacs embryonnaires normaux non développés et un sac embryonnaire indifférencié (-21 flower with two normal undeveloped embryo sacs and one undifferentiated embryo sac) ($\times 14$).

4. — Analyse des régimes.

La station I.R.H.O. de La Mé nous a communiqué les résultats des analyses des régimes parvenus à maturité et sur lesquels les épillets avaient été prélevés. Tous les arbres n'ont pu être traités, certains régimes ayant soit dégénéré complètement, soit accusé une chute de fruits trop importante. L'analyse du régime résulte de prélèvements d'épillets sur les hélices successives. Pour demeurer dans des conditions expérimentales comparables, nous n'avons tenu compte que des cinq épillets analysés à la base du régime ; ceux-ci en reflètent parfaitement la constitution globale (coefficient de corrélation entre le taux de nouaison de l'ensemble du régime et celui des cinq épillets de base : $r = +0,928^{***}$ pour 30 ddl) ; de même, la corrélation entre le taux de nouaison de l'épillet prélevé à 90 jours et les cinq épillets de la base du régime mature ($r = +0,614^{***}$ pour 30 ddl).

L'analyse du régime répartit les fruits en plusieurs classes :

- Fruits rouges avec coque
 - avec amande
 - avec embryon.
 - sans embryon.
 - sans amande.
- Fruits rouges sans coque.
- Fruits verts.
- Fruits secs ou cicatrices.

Dans le cas qui nous concerne, les fruits rouges avec coque et amande, mais sans embryon, n'apparaissent que rarement ; seuls, l'arbre I 24-20-23 (LM 3130) en possède 6/316 (1,9 p. 100) et l'arbre I 24-19-14 (LM 3295) 14/232 (6,0 p. 100). Les fruits rouges avec coque, mais sans

amande, par suite d'une non gélification de l'albumen, ne représentent que 70/8168 (0,86 p. 100) de l'ensemble des fruits examinés et 70/2465 (2,84 p. 100) des fruits rouges avec coque.

Nous avons porté sur la figure 7 les nombres réels des fruits présents sur les cinq épillets de la base du régime, fruits répartis selon les quatre classes principales facilement identifiables. Une première constatation s'impose très nettement : avec l'hybride Brésil × La Mé, aux fruits rouges avec coque (correspondant à des fleurs fécondées), s'ajoute une quantité (variable selon les arbres) de fruits rouges sans coque dont la pulpe riche en huile augmente considérablement la qualité du régime.

Les nombres et les pourcentages respectifs des quatre principales catégories de fruits apparaissent dans le tableau VI.

Les trois croisements observés chez l'hybride Brésil × La Mé paraissent avoir un comportement dissemblable : le plus intéressant est indéniablement LM 3255, avec plus particulièrement les arbres I 24-6-5, I 24-16-24 et surtout I 24-20-5 dont les régimes comportent respectivement 94,7, 81,2 et 96,0 p. 100 de fruits rouges. Le croisement LM 3113 est d'intérêt moindre, à part l'arbre I 24-11-17 qui porte 82,2 p. 100 de fruits rouges. Il n'existe pas de liaison significative ($r = -0,221$ pour 15 ddl) entre les taux de nouaison (fruits rouges avec coque) et ceux de fruits rouges sans coque. Chaque arbre (ou plus précisément le régime analysé ici) semble avoir un comportement qui lui est spécifique et qui n'apparaît pas prévisible par le seul examen de sa fertilité.

Avec l'hybride Brésil × Yangambi, on constate qu'il n'y a que fort peu de fruits rouges sans coque, que les fruits verts (dépourvus d'huile) sont en quantité variable (parfois abondante, parfois nulle selon les arbres) et que les fruits secs (ou cicatrices de chute) sont très fréquents. Aucun des

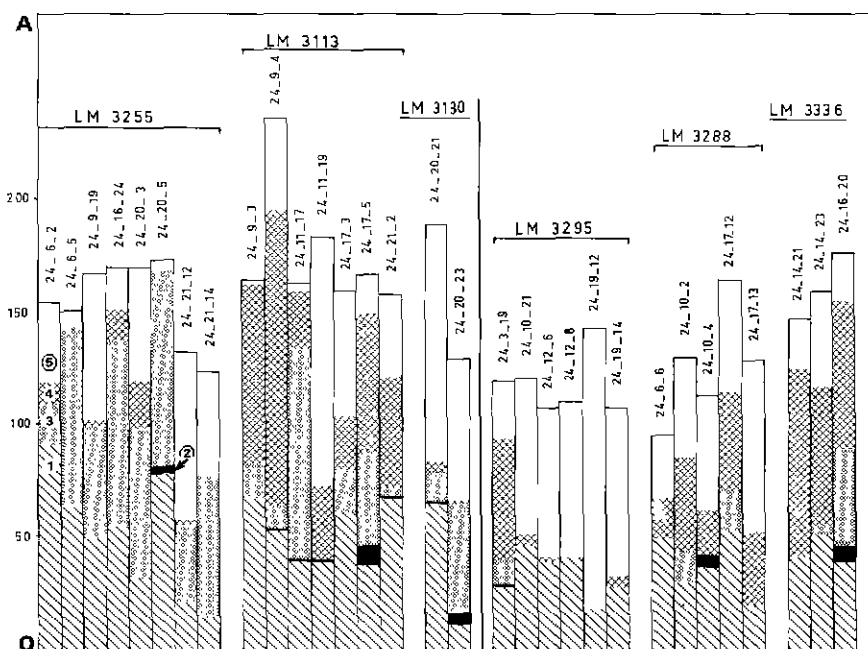


FIG. 7. — Analyse des régimes chez les hybrides Brésil × La Mé et Brésil × Yangambi (*Bunch analysis in Brazil × La Mé and Brazil × Yangambi hybrids*)
O-A = Nombre de fruits sur 5 épillets de la base du régime (*Number of fruits on 5 bottom spikelets of bunch*).

- (1) Fruits rouges avec coque et amande (*Red fruits with shell and kernel*).
- (2) Fruits rouges avec coque, sans amande (*Red fruits with shell without kernel*).
- (3) Fruits rouges sans coque (*Red fruits without shell*).
- (4) Fruits verts (*Green fruits*).
- (5) Fruits secs ou cicatrices (*Dry fruits or scars*).

arbres examinés ne paraît intéressant. On pourra remarquer l'homogénéité au sein des croisements de l'ensemble fruits verts + fruits secs. Avec cette origine, il y a évidemment une relation directe entre la fertilité (exprimée par les fleurs nouées) et le pourcentage de fruits rouges.

CONCLUSIONS

Par référence avec notre travail antérieur, il apparaît pour la fertilité (notamment au niveau du pourcentage de sacs embryonnaires indifférenciés) que l'influence d'un parent *E. guineensis* est de moindre ampleur que celle d'un parent *E. melanococca*, du moins pour les combinaisons examinées jusqu'à présent.

L'analyse, échelonnée dans le temps, d'un même régime nous a conduit à envisager désormais une procédure simplifiée par le seul examen en coupes à main levée sur fruits âgés d'un mois. On peut aussi, d'une part reconstituer ce qu'était la formule florale le jour de l'anthesis et, d'autre part, prédire ce que sera le fruit âgé de 3 mois. On peut désormais également envisager de traiter par arbre un nombre plus important de fleurs, de l'ordre de la centaine. Ceci permettra la recherche de deux coefficients primordiaux pour l'évaluation de la fertilité, celui relatif au potentiel de fleurs fécondables et celui donnant son utilisa-

tion effective. Enfin, il est envisagé de suivre l'évolution de ces coefficients dans le temps, à partir de l'examen des régimes successivement produits par un même arbre.

En dehors de quelques accidents d'incidence minime, comme l'absence d'embryon ou d'amande, il a été constaté que les fleurs une fois fécondées poursuivent normalement leur développement ; elles apparaissent à maturité sous l'aspect de fruits rouges à coque et amande. Néanmoins, on peut prédire que la germination des graines sera faible car nombre d'embryons sont anormalement constitués.

Le point fondamental concerne le potentiel de fruits utilisables pour l'extraction d'huile : aux fruits rouges avec coque viennent s'ajouter des quantités (variables selon l'origine, le croisement et même l'arbre considérés), de fruits rouges sans coque (communément dénommés parthénocarpiques rouges). A cet égard s'observe une différence importante entre les deux hybrides :

— Brésil × La Mé : avec 56,8 p. 100 de fruits rouges, soit 93,3 fruits pour 5 épillets de la base,

— Brésil × Yangambi : avec 33,7 p. 100 de fruits rouges, soit 43,6 fruits seulement.

Cette aptitude à la parthénocarpie ne paraît pas aléatoire et certains arbres sont très nettement plus intéressants que d'autres, au sein d'un même croisement. Il conviendra ultérieurement de vérifier l'homogénéité dans le temps d'un tel comportement et d'en rechercher le déterminisme.

TABLEAU VI. — a) Analyse des régimes des hybrides Brésil × La Mé et Brésil × Yangambi
(Bunch analysis of Brazil × La Mé, and Brazil × Yangambi)

Origines et croisements (Varieties and crosses)	Catégories de fruits (Fruit categories)				Total
	Rouges avec coque (Red with shell)	Rouges sans coque (Red without shell)	Verts (Green)	Secs et cicatrices (Dry and scars)	
<i>E. m.</i> Brésil × <i>E. g.</i> La Mé					
LM 3255 (8 arbres - trees)	404 (32,5 %)	481 (38,7 %)	52 (4,2 %)	306 (24,6 %)	1 243
LM 3113 (7 arbres - trees)	376 (30,5 %)	181 (14,7 %)	406 (32,9 %)	270 (21,9 %)	1 233
LM 3130 (2 arbres - trees)	84 (26,4 %)	60 (18,9 %)	7 (2,2 %)	167 (52,5 %)	318
Total (17 arbres - trees)	864 (30,9 %)	722 (25,8 %)	465 (16,6 %)	743 (26,6 %)	2 794
<i>E. m.</i> Brésil × <i>E. g.</i> Yangambi					
LM 3295 (6 arbres - trees)	199 (28,3 %)	11 (1,6 %)	65 (9,2 %)	429 (60,9 %)	704
LM 3288 (5 arbres - trees)	190 (30,3 %)	33 (5,3 %)	157 (25,0 %)	248 (39,5 %)	628
LM 3336 (3 arbres - trees)	131 (27,2 %)	46 (9,6 %)	213 (44,3 %)	91 (18,9 %)	481
Total (14 arbres - trees)	520 (28,7 %)	90 (4,4 %)	435 (24,0 %)	768 (42,4 %)	1 813

b) Production de régimes entre la 6^e et la 9^e année
(Bunch yield between the 6th and 9th year)

Origines et croisements (Varieties and crosses)	Production (Yield) (/arbre/an - /tree/year)		
	Nombre de régimes (No. of bunches)	Poids total des régimes (Total bunch weight)	Poids moyen par régime (Mean bunch weight)
<i>E. m.</i> Brésil × <i>E. g.</i> La Mé			
LM 3255	14,0	133,9	9,7
LM 3113	11,2	113,9	10,2
LM 3130	10,8	120,1	11,1
<i>E. m.</i> Brésil × <i>E. g.</i> Yangambi			
LM 3295	13,7	114,9	8,5
LM 3288	11,5	108,0	9,5
LM 3336	10,6	96,8	9,3

BIBLIOGRAPHIE

SCHWENDIMAN J., PALLARES P. et AMBLARD P. (1982). — Premiers examens des accidents de fertilité chez l'hybride interspécifique de palmier à huile *Elaeis melanococca* × *E. guineensis* (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, 37, N° 7, p. 331-341.

SUMMARY

Analysis of fertility during bunch development in the interspecific oil palm hybrid *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*.

J. SCHWENDIMAN, P. PALLARES, P. AMBLARD and L. BAUDOUIN, *Oléagineux*, 1983, 38, N° 7, p. 411-420.

The development of fertility of female flowers was observed in cross sections from the day of anthesis to the age of three months, and the bunches concerned were analyzed at maturity. Two hybrid combinations, known as Brazil × La Mé and Brazil × Yangambi, were compared: Brazilian *E. melanococca* crossed respectively with two ecotypes of *E. guineensis*, one from La Mé and the other from Yangambi. Various floral categories, based on possible conditions of the embryo sacs (set, normal undeveloped, or undifferentiated) were distinguished. On the day of anthesis, normality rates of the Brazil × La Mé hybrid (42.5 %) and the Brazil × Yangambi hybrid (49.6 %) were close, but variations were considerable, since some trees showed extreme values (19.4-72.7 %). Thirty days after anthesis, out of all embryo sacs, only 11.4 % (Brazil × La Mé) and 13.1 % (Brazil × Yangambi) had actually developed, corresponding to fruit set rates of 32.4 % and 36.3 %, respectively. These values remained the same three months after anthesis; results agreed to a remarkable extent throughout the development of the bunch, including when it reached maturity. At this final stage, a major difference in performance was observed: in the Brazil × La Mé hybrid, in addition to set fruits (red fruits with shell), there was a certain quantity (varying according to crosses and trees) of red parthenocarpic fruits, resulting in some bunches of excellent quality. This phenomenon, which is practically non-existent in the Brazil × Yangambi hybrid, greatly detracts from the practical interest of the latter combination.

RESUMEN

Análisis de la fertilidad durante la evolución de racimos en el híbrido interespecífico de palma aceitera *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*.

J. SCHWENDIMAN, P. PALLARES, P. AMBLARD y L. BAUDOUIN, *Oléagineux*, 1983, 38, N° 7, p. 411-420.

Se ha estudiado la evolución de la fertilidad de las flores femeninas por medio de cortes desde el día de la antesis hasta la edad de tres meses, analizándose luego los racimos considerados cuando alcanzaban la madurez. Se comparó dos combinaciones híbridas, llamadas Brasil × La Mé y Brasil × Yangambi, constituidas por cruzamientos de *E. melanococca* del Brasil con dos ecotipos de *E. guineensis* respectivamente, siendo el uno originario de La Mé y el otro originario de Yangambi. Se ha reconocido varias categorías florales según los posibles estados de los sacos embrionarios (fructificados, normales no desarrollados o indiferenciados). Al día de la antesis los porcentajes de normalidad están parecidos en el híbrido Brasil × La Mé (con 42,5 %) y en el híbrido Brasil × Yangambi (con 49,6 %), pero las variancias son importantes porque algunos árboles llegan a tener valores extremos (en un 19,4 a un 72,7 %). A los 30 días después de la antesis, en el conjunto de los sacos embrionarios sólo están desarrollados de hecho un 11,4 % (Brasil × La Mé) y un 13,1 % (Brasil × Yangambi), que corresponden a porcentajes de fructificación de un 32,4 % y de un 36,3 % respectivamente. Estos valores siguen idénticos a los tres meses después de la antesis; se nota una buena concordancia de resultados para los porcentajes de fructificación durante toda la evolución del racimo, incluso cuando éste ha alcanzado la fase de madurez. En esta última fase se advierte una importante diferencia de comportamiento: en el híbrido Brasil × La Mé, a los frutos fructificados (llamados rojos de cáscara) se añade casi siempre una cantidad (variable según los cruzamientos y los árboles) de frutos partenocárpicos rojos, por lo que algunos racimos son de óptima calidad. Este fenómeno, que casi no se da en el híbrido Brasil × Yangambi, reduce notablemente el interés práctico de esta última combinación.

Analysis of fertility during bunch development in the interspecific oil palm hybrid *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*

J. SCHWENDIMAN (1), P. PALLARES (1), P. AMBLARD (2) and L. BAUDOUIN (1)

In an earlier article [Schwendiman *et al.*, 1982], we undertook a preliminary examination of fertility accidents in the F_1 interspecific hybrid resulting from the cross between *Elaeis melanococca* and *E. guineensis*. In particular, it was noted that in female flowers, the absence of normality in a large proportion of embryo sacs was partly responsible for some of these accidents. It was also noted that, even when assisted pollination was performed using *E. guineensis* pollen, only some of the normal embryo sacs were able to develop. These observations were made on flowers removed either on the day of anthesis, or 10 days later, and at

these stages, fertility was higher when the *E. melanococca* parent was of Brazilian, rather than Colombian origin.

In this article, we will continue our analysis of the development of female flowers, which are observed on the day of anthesis, then at one and three months' development. Bunch analysis is performed at maturity.

MATERIAL AND METHODS

Two F_1 combinations were observed: Brazilian *E. melanococca* crossed with two ecotypes of *E. guineensis*, one originating from La Mé, in the Ivory Coast (later named Brazil × La Mé hybrid), and the other from Yangambi, in Zaïre (Brazil × Yangambi hybrid). For each combination, 18 trees belonging to three crosses were examined.

(1) Cytogenetics Laboratory, GERDAT, B.P. 5035. 34032 Montpellier Cedex (France).

(2) Breeding Department, I.R.H.O.-La Mé Station, B.P. 13, Bingerville (Ivory Coast).

The female flowers, fixed in Crafi I for 24 hours, and washed in running water for 6 hours, were then preserved in 70° alcohol. It was found that the time-consuming process of embedding in paraffin could be avoided, and that a freehand section performed under the binocular magnifying glass with a surgical scalpel allowed the embryo sac to be observed. Although this extremely rapid method is rather difficult to perform on flowers taken on the day of anthesis, it is very easily carried out on 30-day-old flowers, and becomes essential on 90-day-old flowers, since the shell, even in hybrids of the *tenera* type, is very hard. This new process has the particular advantage of allowing a greater number of flowers to be examined, and in the present case, 2 spikelets per bunch were removed on the day of anthesis, 1 at 30 days, and 1 at 90 days.

On the day of anthesis, we divided flowers into 4 categories (30, 21, 12 and 03), according to whether they had 3, 2, 1 or 0 normal embryo sacs.

Thirty days after anthesis, 10 categories could be distinguished, derived from the former classification (see Plate, Fig. 1-6) :

- 30 flowers become : 3--, 21-, 12- or -3-,
- 21 flowers become : 2-1, 111 or -21,
- 12 flowers become : 1-2 or -12,
- 03 flowers remain : --3.

This classification corresponds to the number of :

- normal embryo sacs which have been fertilized, and have usually increased considerably in volume ;
- normal embryo sacs on the day of anthesis, which have subsequently failed to develop for various reasons ;
- undifferentiated embryo sacs, which, as we have observed, remain so.

For example, a 30-day-old « 111 » flower has one normal embryo sac, one undeveloped normal embryo sac, and one undifferentiated embryo sac ; it belonged, of course, to category 21 on the day of anthesis (i.e., 2 normal embryo sacs and 1 undifferentiated).

We attempted to keep the same categories for 3-month-old flowers, but this classification proved to be no longer valid, and it was consequently necessary to revise it. For example, once one of the embryo sacs has set, it develops to such an extent that it is impossible to tell whether the other two embryo sacs were originally normal or undifferentiated. However, if the fruit has not set, the original condition of the embryo sacs can still be easily seen.

It will be shown later that, in spite of these reservations, there is a good ratio between observations over a period of time.

EXPERIMENTAL RESULTS

1. — Observation of female flowers on the day of anthesis.

Observations are summarized in Table I.

The results of some comparisons are given below :

Regarding the average number of flowers per spikelet (or rather the mean of the two spikelets taken, one at the top, the other at the bottom of the bunch), the Brazil × La Mé hybrid has the advantage over the Brazil × Yangambi hybrid, with 22.8 flowers/spikelet, compared to 16.2 (*t*-test = 8.56** for 34 df).

For all trees, flowers are more numerous (21.1 flowers) on the top spikelets than on the bottom ones (17.3 flowers) *t*-test = 6.33** for 70 df).

The proportion of normal embryo sacs is the same for both top and bottom spikelets (*t*-test = 0.507 NS for 70 df).

The same is true for comparison between the two hybrids, the *t*-test = 1.64 NS for 34 df being performed as before, using percentages transformed into $2 \arcsin \sqrt{x}$. However, it should be noted that this result is the outcome of major variations, with extreme values as follows :

- Brazil × La Mé hybrid : 64.1 p. 100 (tree I 24-21-2) and 19.4 p. 100 (tree I 24-20-23) normal embryo sacs ;
- Brazil × Yangambi hybrid : 72.7 p. 100 (tree I 24-12-8) and 28.4 p. 100 (tree I 24-16-20) normal embryo sacs.

2. — Observation of female flowers 30 days after anthesis.

The spikelet used was removed from the base of the bunch, two rows above that used for observations on the day of anthesis. Results are shown in Table II (a, b).

There are more flowers per spikelet in the Brazil × La Mé hybrid (34.9 flowers) than in the Brazil × Yangambi hybrid (26.3 flowers) (*t*-test = 9.35** with 34 df). It should be noted that mean values here are higher than those calculated on the day of anthesis, and it is evident that this difference can be explained by the location of the spikelet.

Our main problem was finding an agreement between observations made on the day of anthesis and 30 days later. This comparison may be made using Tables III and IV (below).

TABLE III. — Respective percentages of 03 flowers (no normal embryo sacs)

Age	Origin	La Mé	Yangambi
Day of anthesis		21.4	14.1
30 days later		21.9	12.0

There is the same proportion of flowers with three undifferentiated embryo sacs on the day of anthesis and one month later (and even long after). These flowers do not develop, but remain on the spikelet.

TABLE IV. — Respective percentages of normal embryo sacs on the day of anthesis and 30 days later (total of set and normal but undeveloped sacs)

Age	Origin	La Mé	Yangambi
Day of anthesis		42.5	49.6
30 days later		41.7	50.7

Correlation between normal sacs (D0 and D30) : $r = +0.561^{***}$ for 34 df.

The agreement between the results obtained shows that the rather tricky analysis performed on the day of anthesis may be satisfactorily determined by examination 30 days later. Indeed, on overall comparison of the respective proportions of the four categories of flowers between the day of anthesis and the following month is non significant ($X^2 = 3.14$ NS for 3 df). This is an extremely important point, since it will be possible in future, using only one analysis, to determine simultaneously the « normality » rate of embryo sacs and the probability of further development of normal sacs.

Thirty days after anthesis, it may be observed that out of the total embryo sacs present, only 11.4 p. 100 (Brazil × La Mé hybrid) and 13.1 p. 100 (Brazil × Yangambi) have actually developed. More accurately, it may be stated that the probabilities of development of normal embryo sacs are 0.275 (Brazil × La Mé), and 0.258 (Brazil × Yangambi), which are fairly low probabilities.

Regarding flowers, it has been observed that out of the total number, 32.6 and 36.3 p. 100, respectively, are fertilized. Probabilities, calculated from the number of fertilizable flowers, are 0.418 and 0.413, and do not reveal any differences in performance based on the geographic origin of the *E. guineensis* parent.

We calculated the correlation between the percentage of normal sacs on the day of anthesis, and that of sacs that had actually developed 30 days later : $r = 0.250$ NS for 34 df. One of the reasons for this lack of significant correlation is based on the observation that, with a few rare exceptions, only one embryo sac develops, even if the two others are potentially capable of developing ; moreover, the probability of development of a normal embryo sac appears to vary considerably according to the tree examined.

3. — Observation of female flowers 3 months after anthesis.

As we have already mentioned, at this stage it is no longer possible, in the case of fertilized flowers only, to recognize the

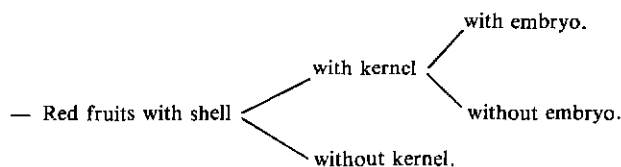
initial condition of the embryo sacs ; consequently, we had to revise our classification (see Table V), and group, on the one hand, normal unfertilized embryo sacs and undifferentiated embryo sacs, and, on the other, certain floral categories. In the latter case, comparison between categories observable 3 months after anthesis and flowers one month old grouped according to the same criteria gives $X^2 = 8.69$ NS for 5 df. In the time that has passed, the bunch has continued to mature without any notable change, apart from a few rare cases where the kernel has not gelled.

We have already noted [Schwendiman *et al.*, 1982] that the first division of the zygote takes place about 10-12 days after fertilization. On 30-day-old flowers, it is still difficult to see the embryo, which is just a small mass of 8-32 cells, at the base of the micropyle. The embryo develops very slowly in the early stages, and observations indicate that its rate of division appears to accelerate considerably between the 45th and the 60th day. However, by the 90th day, it has nearly reached its full size, but many embryos display malformations.

4. — Bunch analysis.

The I.R.H.O.'s La Mé Station has given us the results of analyses of bunches reaching maturity. Not all trees could be analyzed, since some bunches had deteriorated completely, or had lost too many fruit. Bunch analysis was performed on spikelets removed from successive spirals. To remain within comparable experimental conditions, we took into account only the five spikelets analyzed at the base of the bunch ; these are entirely representative of overall bunch composition (correlation coefficient between fruit set rate for the whole bunch and the five bottom spikelets : $r = + 0.928^{***}$ for 30 df). Similarly, the correlation between the fruit set rate of the spikelet removed at 90 days and that of the five bottom spikelets of the mature bunch is $r = + 0.614^{***}$ for 30 df.

Bunch analysis divides fruits into several categories :



- Red fruits without shell.
- Green fruits.
- Dry fruits or scars.

In the present case, red fruits with shell and kernel, but without embryo, appeared only rarely ; only tree I 24-20-23 (LM 3130) had $6/136 = 1.9$ p. 100, and tree I 24-19-14 (LM 3295) had $14/232 = 6.0$ p. 100. Red fruits with shell, but without kernel, due to failure of the albumen to gel, represent only $70/8168 = 0.86$ p. 100 of all fruits examined and $70/2465 = 2.84$ p. 100 of red fruits with shell.

Figure 7 shows the actual numbers of fruits on the bottom five spikelets on the bunch, distributed according to the four main readily identifiable categories. It appears very clearly that, with the Brazil × La Mé hybrid, in addition to red fruits with shell (corresponding to fertilized flowers), there is a quantity (varying from tree to tree) of red fruits without shell, whose oil-rich pulp increases considerably the quality of the bunch.

Table VI shows the respective percentages of the four main categories of fruits.

The three crosses observed in the Brazil × La Mé hybrid appear to have different performances ; the most interesting is undoubtedly LM 3255, in particular trees I 24-6-5, I 24-16-24, and especially I 24-20-5, whose bunches contain 94.7, 81.2 and 96.0 p. 100, respectively, of red fruits. The LM 3113 cross is less interesting, apart from tree I 24-11-17, bearing 82.2 p. 100 red fruits. There is no significant link ($r = - 0.221$ for 15 df) between the fruit set rate (red fruits with shell) and the proportion of red fruits without shell. Each tree — or rather the bunch analyzed here — appears to have its own specific performance, which does not seem to be predictable from examination of fertility alone.

With the Brazil × Yangambi hybrid, there are very few red fruits without shell, there is a variable quantity (sometimes many, sometimes none at all) of green fruits (without oil), and dry fruits (or scars of fallen fruit) are very common. None of the trees examined appear of interest. The homogeneity of the number of dry fruits + green fruits within crosses may be noted. With this species, there is evidently a direct relationship between fertility (expressed as set flowers) and the percentage of red fruits.

CONCLUSION

With reference to our earlier work, it appears, for fertility (particularly regarding the percentage of undifferentiated embryo sacs) that the influence of an *E. guineensis* parent is less than that of an *E. melanococca* parent, at least for combinations studied to date.

The analysis of one bunch over a period of time has led us to consider using a simplified process : a single examination of one-month-old fruits using a freehand section. With this technique, it is possible to determine the floral formula on the day of anthesis, and to predict the nature of the three-month-old fruit. A greater number of flowers per tree could be analyzed in future (about 100), in an attempt to find the two essential coefficients for evaluating fertility, one concerning the potential of fertilizable flowers, and the other giving its effective use. Finally, the development of these coefficients could be followed up over a period of time, by examining bunches successively produced by the same tree.

Apart from a few rarely-occurring accidents, such as absence of embryo or kernel, it has been observed that once the flowers are fertilized, they develop normally ; at maturity, they appear in the form of red fruits with shell and kernel. However, it may be predicted that the germination rate of seeds will be low, since many embryos are abnormal.

The basic point concerns the potential of fruits that can be used for oil extraction : in addition to red fruits with shell, there is also a certain quantity (varying according to the variety, the cross, and even the tree under consideration) of red fruits without shell (commonly known as red parthenocarpic). In this regard, there is a considerable difference between the two hybrids :

- Brazil × La Mé : 56.8 p. 100 of red fruits, or 93.3 fruits for the 5 bottom spikelets ;
- Brazil × Yangambi : 33.7 p. 100 of red fruits, or only 43.6 fruits.

This parthenocarpic ability does not appear random, and some trees are much more interesting than others within the same cross. In the future, it will be necessary to study the homogeneity of this feature over a period of time, and attempt to find its cause.