

Une stratégie de sélection du cocotier *Cocos nucifera* L.

II. Amélioration des hybrides Grand x Grand

Coconut Cocos nucifera L. selection strategy II - Improvement of Tall x Tall hybrids

R. BOURDEIX(1), J. MEUNIER(2), Y.P. N'CHO(1)

Résumé. — Dans une première partie, une synthèse des acquis récents de la sélection du cocotier a été exposée. Les orientations ainsi définies ont contribué à la mise en place du schéma d'amélioration génétique utilisé en Côte-d'Ivoire par l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux. Ce schéma comprend deux axes principaux : amélioration des hybrides Grand x Grand et amélioration des hybrides Nain x Grand. Cette seconde partie présente la méthode d'amélioration des hybrides Grand x Grand. Celle-ci consiste à créer deux populations autour de deux écotypes très différents et qui ont montré un bon comportement en hybridation. En Côte-d'Ivoire, le choix a porté sur le Grand Ouest Africain (GOA) et le Grand Rennell (GRL). Au premier cycle de sélection, les différents écotypes sont croisés avec GOA et GRL dans le but de les répartir en deux groupes : d'une part les écotypes se combinant bien avec GOA, d'autre part ceux se combinant bien avec GRL. Des croisements intra-groupes permettent ensuite la constitution de deux populations complémentaires. Les cycles suivants de sélection améliorent ces deux populations l'une par rapport à l'autre grâce à une sélection réciproque sur famille de demi-frères. L'intérêt de la méthode est discuté. Celle-ci paraît bien adaptée à la biologie de la plante et repose sur les acquis antérieurs de la sélection. L'utilisation comme testeurs de géniteurs sélectionnés sur leur aptitude à la combinaison permet de récupérer l'essentiel du progrès génétique réalisé précédemment. La troisième partie de cet article sera consacrée à l'amélioration des hybrides Nain x Grand et à la description des connexions entre les deux axes de sélection, Grand x Grand et Nain x Grand. L'intégration possible de la méthode à un réseau international de recherches sera aussi abordée.

Mots clés. — Cocotier, amélioration génétique, écotypes, hybrides, aptitude à la combinaison

INTRODUCTION

L'amélioration génétique des plantes cultivées est un secteur stratégique sur lequel repose des intérêts économiques et sociaux importants. En contrepartie, cette discipline exige généralement des investissements matériels et scientifiques considérables, programmés de façon continue pendant de nombreuses années.

Chez une plante pérenne comme le cocotier, les contraintes liées à la biologie de la plante augmentent à la fois le coût du pro-

Summary. — The first part of this article gave a rundown of recent achievements in coconut breeding. The approaches described led to the implementation of the genetic improvement scheme used in Côte-d'Ivoire by the Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux (IRHO). This scheme involves two main lines of work: improvement of Tall x Tall hybrids and improvement of Dwarf x Tall hybrids. This second part describes the method used for Tall x Tall hybrids. It consists in creating two populations around two very different ecotypes which have proved to perform well in hybridization. In Côte-d'Ivoire, the West African Tall (WAT) and the Rennell Tall (RLT) were chosen. In the first selection cycle, the different ecotypes are crossed with WAT and RLT with a view to splitting them into two groups: those ecotypes which combine well with WAT and those which combine well with RLT. Within-group crosses then make it possible to form two complementary populations. The following selection cycles improve these two populations with respect to each other using reciprocal recurrent selection on half-sib families. The merits of the method are discussed. It seems to be well adapted to the plant's biology and is based on prior breeding achievements. Using parents selected for their combining ability as testers makes it possible to take advantage of the basic genetic progress already achieved. The third part of this article will be given over to the improvement of Dwarf x Tall hybrids and to describing connections between the two selection channels: Tall x Tall and Dwarf x Tall. The possible integration of this method in an international research network will also be discussed.

Key words. — Coconut, genetic improvement, ecotypes, hybrids, combining ability

INTRODUCTION

The genetic improvement of cultivated plants is a strategic sector on which important economic and social interests depend. However, this discipline usually requires substantial material and scientific investment, programmed on a continuous basis over many years.

In a perennial plant such as coconut, the constraints associated with its biology increase both the cost of genetic progress and the risks of error; choosing an unsuitable methodology can devalue ten to twenty years' research. It is

(1) Division Sélection - Station M. Delorme - BP 13 - Abidjan 07 (Côte-d'Ivoire)
(2) Directeur Division Sélection IRHO/CIRAD - BP 5035 - 34032 Montpellier Cédex (France)

(1) Selection Division - Station M. Delorme - BP 13 - Abidjan 07 (Côte-d'Ivoire)
(2) Selection Division Director IRHO/CIRAD - BP 5035 - 34032 Montpellier Cédex (France)

grès génétique et les risques d'erreurs : le choix d'une méthodologie mal adaptée peut dévaluer dix à vingt ans de recherches. L'optimisation des méthodes d'amélioration génétique s'avère donc indispensable.

Les premières étapes de l'amélioration génétique du cocotier en Côte-d'Ivoire ont déjà été décrites dans plusieurs articles (Nucé de Lamothe, 1970 ; Gascon et Nucé de Lamothe, 1976 ; Meunier *et al.*, 1984a). L'impact de ces recherches sur le développement de la culture n'est plus à démontrer. Les hybrides créés par l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux ont été diffusés à l'échelle mondiale (Nucé de Lamothe et Rognon, 1986). Plus récemment, une nouvelle génération d'hybrides améliorés a été mise au point (Bourdeix *et al.*, 1989 ; Nucé de Lamothe, 1990).

Outre leur impact au niveau du développement, les recherches poursuivies depuis 1950 par l'IRHO et ses partenaires ont permis de réunir un ensemble suffisant de données pour tenter de définir une stratégie globale d'amélioration génétique du cocotier.

Dans la première partie de cet article (Bourdeix *et al.*, 1990) une synthèse des acquis récents de la sélection a été exposée. Les orientations ainsi définies ont contribué à la mise en place d'un schéma d'amélioration génétique. Il a paru intéressant de décrire et de discuter ce schéma.

Il était, d'autre part, indispensable de proposer une méthode qui puisse s'intégrer dans un réseau international de recherche. En effet, compte-tenu des coûts impliqués et de la nécessité de collecter et d'échanger du matériel végétal, seule une coopération internationale permettrait de poursuivre efficacement l'amélioration génétique du cocotier.

DESCRIPTION DE LA METHODE

1. — Principes généraux

Il a été prouvé que dans de nombreux cas, le croisement entre deux écotypes conduisait à un fort hétérosis pour le rendement, exprimé en production de coprah par hectare. Diverses études ont également mis en évidence que, chez le cocotier, l'héritabilité de ce rendement apparaissait généralement faible (Santos *et al.*, 1980 ; Meunier *et al.*, 1984b ; Bourdeix, 1988). On augmentera donc les chances de progrès en appliquant une méthode basée sur l'évaluation de croisements contrôlés. Des simulations récentes ont d'ailleurs montré que la sélection phénotypique sur le rendement s'avérait nettement moins performante que la méthode des tests de descendances (Bourdeix *et al.*, 1989). Le cocotier, à cet égard, n'est pas exceptionnel. Chez de nombreuses espèces cultivées, les caractères agronomiquement importants -et en particulier le rendement- présentent une héritabilité faible. Cette situation a conduit à développer des méthodes d'amélioration adaptées, connues sous le nom de sélections récurrentes (Hull, 1945 ; Cress, 1966).

Les schémas proposés ici s'inspirent d'une méthode initialement mise au point sur maïs (Comstock *et al.*, 1949) et qui s'est depuis largement étendue à d'autres plantes : la sélection récurrente réciproque. Celle-ci consiste en la création de deux populations qui sont maintenues en isolement reproductif, et améliorées l'une vis-à-vis de l'autre. Deux axes de sélection récurrente réciproque seront successivement décrits : amélioration des hybrides Grand × Grand et amélioration des hybrides Nain × Grand. La figure 1 propose une illustration synthétique de la méthode.

Le premier axe qui est développé ici, présente le schéma d'amélioration des hybrides Grand × Grand. La sélection des hybrides Nain × Grand ainsi que les connections entre les deux axes de sélection seront abordés ultérieurement.

Les tests de descendances mis au point à la station Marc Delorme ont déjà été décrits (Nucé de Lamothe, 1970 ;

therefore essential to optimize genetic improvement methods.

The first stages in coconut genetic improvement in Côte-d'Ivoire have already been described in several articles (de Nucé de Lamothe, 1970; Gascon and de Nucé de Lamothe, 1976; Meunier et al., 1984a). The impact of such research on crop development requires no further demonstration. The hybrids created by IRHO have been distributed worldwide (de Nucé de Lamothe and Rognon, 1986). More recently, a new generation of improved hybrids was developed (Bourdeix et al., 1989, de Nucé de Lamothe, 1990).

In addition to its impact on development, the research conducted by IRHO and its partners since 1950 has resulted in sufficient data being collected for attempts to be made at defining an overall genetic improvement strategy for coconut.

In the first part of this article (Bourdeix et al., 1989b), a rundown was given of the latest achievements in breeding. The lines of research defined at that time helped in the development of a genetic improvement scheme which we shall go on to describe and discuss.

It was also essential to propose a method capable of integration within an international research network. Indeed, in view of the costs involved and the need to collect and exchange planting material, international cooperation is the only way to ensure effective continuation of coconut genetic improvement.

DESCRIPTION OF THE METHOD

1. — General principles

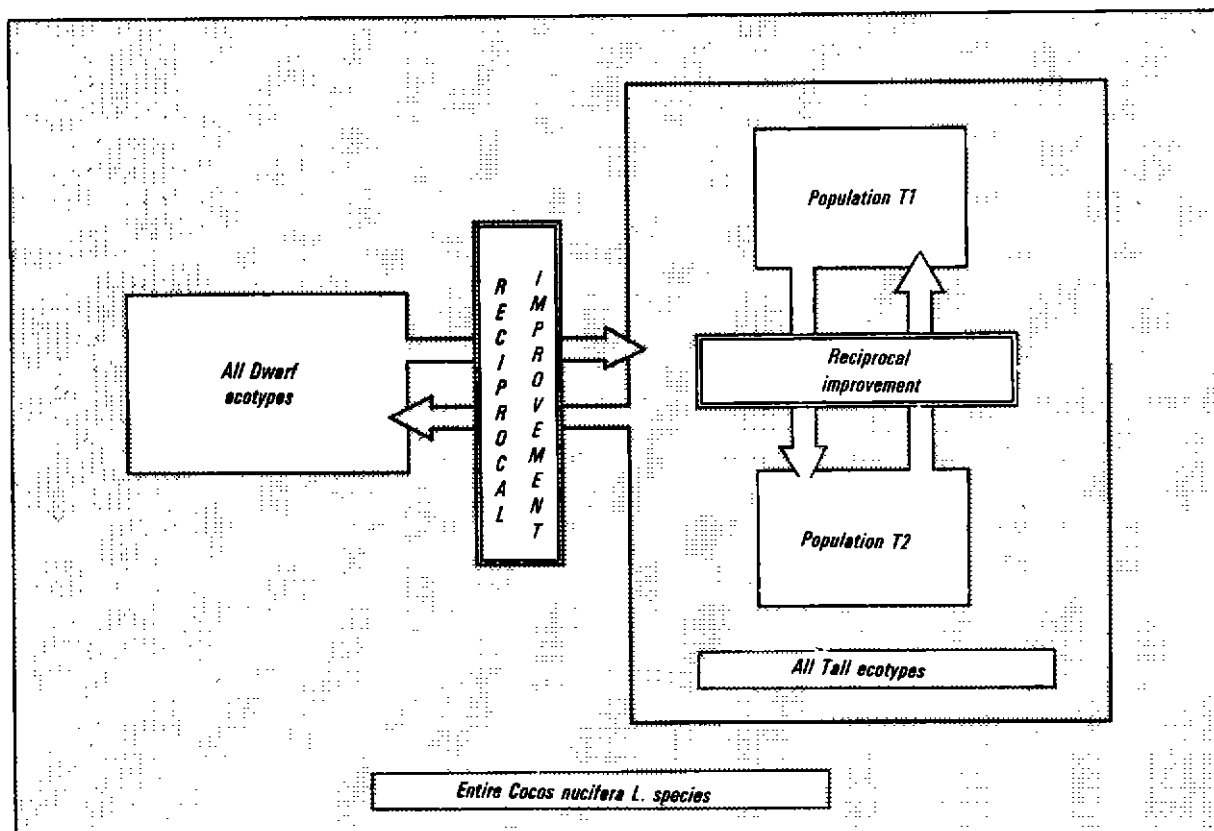
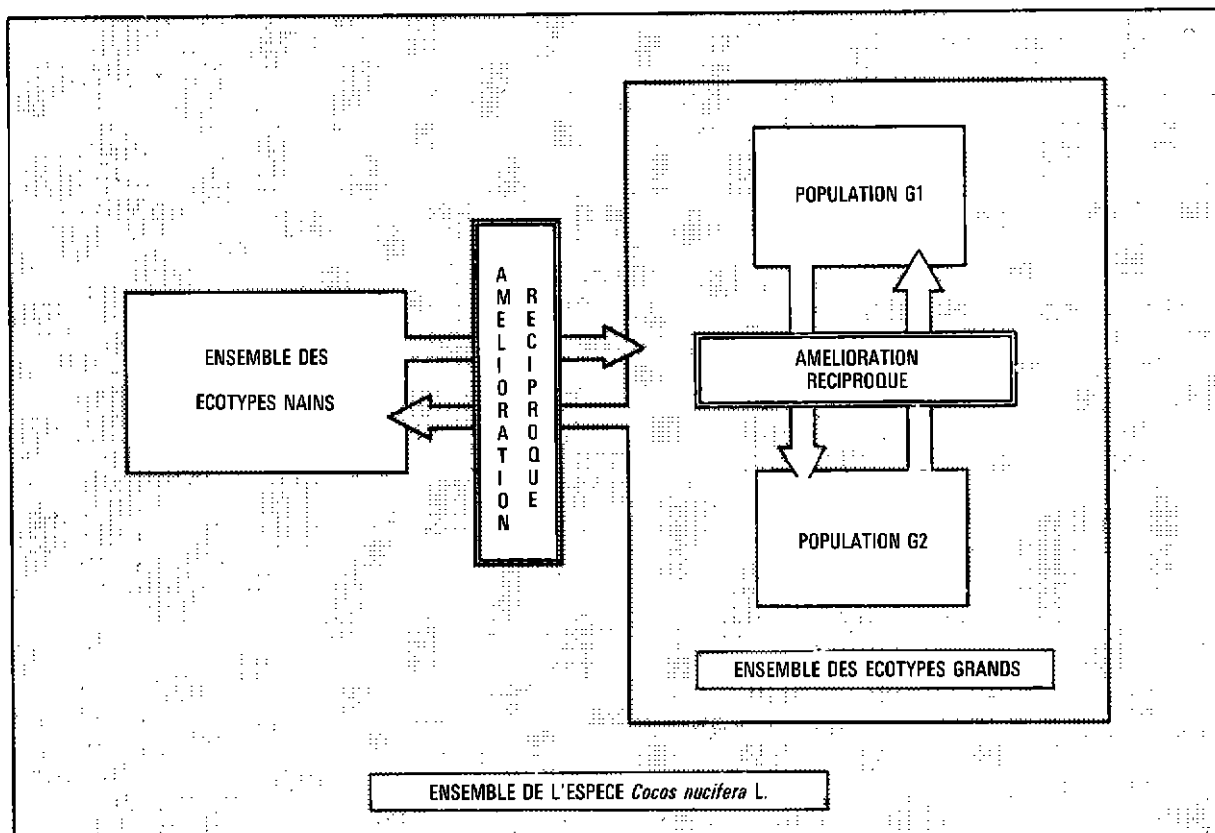
It has been proved that in numerous cases crosses between two ecotypes lead to high-level heterosis for yields, expressed in terms of copra production per hectare. Various studies have also shown that yield heritability in coconut generally seems to be low (Santos et al., 1980; Meunier et al., 1984b; Bourdeix, 1988). The chances of progress would therefore be increased by applying a method based on the assessment of controlled crosses. Moreover, recent simulations have shown that phenotypical selection based on yields proved to be markedly less successful than the progeny test method (Bourdeix et al., 1989). The coconut palm is not exceptional in this respect. In numerous cultivated species, agriculturally important characters, particularly yields, have low heritability. This situation led to the development of adapted improvement methods, known as recurrent selection (Hull, 1945; Cress, 1966).

The schemes proposed here are based on a method initially developed for maize (Comstock et al., 1949) and which has since been widely extended to other plants: reciprocal recurrent selection. This consists in creating two populations kept in reproductive isolation, and improved in respect of each other. We shall go on to describe in succession two approaches to reciprocal recurrent selection: Tall × Tall and Dwarf × Tall hybrid improvement. Figure 1 shows a diagrammatical representation of the scheme.

The first approach developed here describes the Tall × Tall hybrid improvement scheme. Dwarf × Tall hybrid selection and the connections between these two approaches will be discussed in a later article.

The progeny tests developed at the Marc Delorme station have already been described (de Nucé de Lamothe, 1970; Gascon and de Nucé de Lamothe, 1976) The basic principle

FIG. 1 — Représentation synthétique des deux axes de sélection, place de l'axe Grand × Grand (figuré en blanc) — (Diagrammatical representation of the two breeding approaches, place of Tall × Tall selection in overall scheme—in white—)



En Côte-d'Ivoire, on a choisi les écotypes Grand Ouest Africain (GOA) et Grand Rennell (GRL) comme bases des populations G1 et G2 respectivement. — (In Côte-d'Ivoire, the West African Tall (WAT) and Rennell Tall (RLT) ecotypes were chosen as the bases for populations T1 and T2 respectively).

Gascon et Nucé de Lamothe, 1976). Le principe de base de ces essais n'a pas été modifié. Ceux-ci sont de deux types :

- des tests d'aptitude à la combinaison des écotypes (A.C.E.), où chaque écotype, conçu comme une unité, est croisé avec un ou plusieurs testeurs, le terme testeur pouvant désigner une population, une famille ou un individu ;
- des tests d'aptitude à la combinaison des individus (A.C.I.) où des géniteurs, choisis dans une population sont croisés individuellement avec une même structure génétique (testeur).

2. — Amélioration des hybrides Grand x Grand

Bien que l'essentiel des hybrides vulgarisés jusqu'à présent soit de type Nain x Grand, divers éléments incitent à penser que c'est le type Grand x Grand qui présente les potentialités d'amélioration les plus fortes (Nucé de Lamothe et Rognon, 1986). Certains hybrides Grand x Grand sont déjà aussi productifs que les hybrides Nain x Grand mais restent légèrement moins précoces.

La méthode décrite ci-dessous consiste à créer deux populations complémentaires à partir de deux écotypes spécialement choisis. Ces deux populations sont ensuite améliorées l'une par rapport à l'autre, grâce à une sélection réciproque.

2.1. — Choix des écotypes de base

Les écotypes de base serviront à répartir l'ensemble des cocotiers Grand en deux groupes. Il faut donc choisir deux origines éloignées, qui présentent des caractéristiques différentes (si possible complémentaires) et qui donnent un excellent hybride en intercroisement.

Le choix des écotypes de base devra tenir compte des conditions spécifiques à chaque programme de recherches. Il pourra varier selon les situations en fonction -notamment- du matériel disponible et des contraintes phytopathologiques. Pour des raisons pratiques, il serait souhaitable que l'un des écotypes de base, au moins, soit d'origine locale. Cet écotype présente l'avantage d'être à la fois accessible, représentatif et mieux connu. Par exemple, au Vanuatu, le Grand local est résistant au Dépérissement Foliaire (DFMT), maladie létale, qui constitue le facteur limitant de la culture. Dans ce cas précis, cet écotype devrait nécessairement être retenu comme base de l'une des populations.

Il peut être plus compliqué de choisir le "bon écotype complémentaire". On peut espérer le trouver par des prospections dans la cocoteraie régionale si la variabilité y semble importante. On aura souvent intérêt, pour gagner du temps, à le rechercher dans les collections de matériels exotiques déjà existantes ou de l'introduire sur la base des données disponibles dans d'autres pays. Dans tous les cas, la solution adoptée va dans le sens d'un accroissement de la variabilité génétique si importante pour le sélectionneur.

Il convient, enfin, de prendre en compte l'aptitude à la combinaison des deux écotypes Grand avec les Nain de façon à essayer d'exploiter simultanément les deux axes Grand x Grand et Nain x Grand, pour la création variétale, au moins dans les premières phases du programme.

En Côte-d'Ivoire, l'analyse des essais génétiques a conduit à choisir le Grand Rennell (Pacifique) et le Grand Ouest Africain (Côte-d'Ivoire et Bénin). Le tableau I présente quelques caractéristiques phénotypiques mesurées sur la collection de la station Marc Delorme. Comparé au Grand Ouest Africain, le Grand Rennell se caractérise par un bulbe plus développé et des cicatrices foliaires plus serrées. Ses inflorescences sont plus longues mais présentent moins d'épilletts. Enfin, le Grand Rennell produit un nombre inférieur de noix plus lourdes et à forte teneur en coprah. L'analyse des polyphénols foliaires

of these trials has not been modified. The trials fall into two categories:

- *tests to determine ecotype combining ability (ECA), where each ecotype, taken as a unit, is crossed with one or more testers; the term "tester" may refer to a population, a family, or an individual;*
- *tests to determine individual combining ability (ICA), where parents chosen from one population are crossed individually with the same genetic structure (tester).*

2. — Tall x Tall hybrid improvement

Although most of the hybrids released so far are of the Dwarf x Tall type, various elements suggest that the Tall x Tall type offers the best improvement potential (de Nucé de Lamothe and Rognon, 1986). Certain Tall x Tall hybrids are already as productive as Dwarf x Tall hybrids, but remain slightly less precocious.

The method described below consists in creating two complementary populations from two specially chosen ecotypes. The two populations are then improved in respect of each other by reciprocal selection.

2.1. — Choice of the basic ecotypes

The basic ecotypes are used to split the entire range of Tall coconuts into two groups. Two very distant origins therefore have to be chosen, offering different characteristics (complementary if possible) and resulting in an excellent hybrid when crossed.

The choice of basic ecotypes must take into account the conditions specific to each research programme. It may vary according to the situation, in particular in line with planting material availability and phytopathological constraints. For practical reasons, it would be best for at least one of the basic ecotypes to be of local origin, since this would offer the advantage of being easily accessible, representative and more familiar. In Vanuatu, for example, the local Tall is resistant to Foliar Decay (DFMT), a lethal disease which is the major factor limiting cultivation. In this specific case, this ecotype should clearly be chosen as a basis for one of the populations.

It may be more complicated to choose the "right complementary ecotype". It can be hoped to find it through surveys in the regional coconut groves if there seems to be substantial variability there. Sometimes, to save time, it may often be best to investigate already existing collections of exotic material, or introduce it on the basis of data available in other countries. Whatever the case, the solution adopted leads towards increased genetic variability, which is so important to breeders.

Finally, the combining ability of the two Tall ecotypes with Dwarfs should also be taken into account, so as to be able to exploit both lines of research for varietal creation (Tall x Tall and Dwarf x Tall) at the same time, at least in the early stages of the programme.

In Côte-d'Ivoire, the analysis of genetic trials led to the Rennell Tall (Pacific) and the West African Tall (Côte-d'Ivoire and Benin) being chosen. Table I shows a few phenotypic characteristics measured in the collection at the Marc Delorme station. Compared to the West African Tall, the Rennell Tall is characterized by a more developed root bulb and more tightly packed leaf scars. Its inflorescences are longer, but have fewer spikelets. Finally, the Rennell Tall produces a smaller number of heavier nuts with a high copra content. An analysis of leaf po-

TABLEAU I. — Comparaison des caractéristiques phénotypiques des deux écotypes Grand Ouest Africain et Grand Rennell

Mesures réalisées sur la collection de la station M. Delorme (parcelle 081, plantation 1968)	Grand Ouest Africain	Grand Rennell
Circonférence du stipe à 20 cm du sol (cm)	181	222
Circonférence du stipe à 150 cm du sol (cm)	92	97
Nombre de cicatrices foliaires entre 1 et 2 m.	8.5	10.9
Longueur du pétiole de la feuille (cm)	139	163
Longueur du rachis de la feuille (cm)	446	422
Nombre de folioles sur un côté de la feuille	122	117
Longueur de folioles médianes (cm)	137	127
Longueur des folioles médianes (cm)	7.3	6.6
Longueur du pédoncule de l'inflorescence (cm)	63	73
Longueur de l'axe de l'inflorescence (cm)	42	48
Nombre d'épillet (cm)	41	35
Longueur des épillet (cm)	46	56
Nombre de régimes jeune âge (6-8 ans)	8.9	8.0
Nombre de régime âge adulte (9-18 ans)	12.9	10.4
Nombre de noix jeune âge (6-8 ans)	45	47
Nombre de noix âge adulte (9-18 ans)	82	48
Poids de la noix (g)	1152	1689
Coprah par noix (g)	198	310
Pourcentage de coprah sur noix sans eau	19.9	23.9

TABLE I. — Comparison of phenotypic characteristics of two West African Tall and Rennell Tall ecotypes

Measurements taken on the M. Delorme station collection (plot 081, 1968 planting)	West African Tall	Rennell Tall
Girth 20 cm from the ground (cm)	181	222
Girth 150 cm from the ground (cm)	92	97
Number of leaf scars between 1 and 2 m	8.5	10.9
Leaf petiole length (cm)	139	163
Leaf rachis length (cm)	446	422
Number of leaflets down one side of the leaf	122	117
Length of middle leaflets (cm)	137	127
Width of middle leaflets (cm)	7.3	6.6
Length of inflorescence peduncle (cm)	63	73
Length of inflorescence axis (cm)	42	48
Number of spikelets (cm)	41	35
Length of spikelets (cm)	46	56
Number of bunches on young tree (6-8 yrs)	8.9	8.0
Number of bunches on mature trees (9-18 yrs)	12.9	10.4
Number of nuts on young tree (6-8 yrs)	45	47
Number of nuts on mature tree (9-18 yrs)	82	48
Nut weight (g)	1152	1689
Copra per nut (g)	198	310
Percentage of copra/nut without water	19.9	23.9

TABLEAU II. — Caractéristiques en hybridation des écotypes Grand Rennell et Grand Ouest Africain — (Characteristics of Rennell Tall and West African Tall ecotypes when hybridized)

Hybrides et témoins (Hybrids and controls)	Jeune âge (Young trees)				Age adulte (Mature trees)				
	Prec. (mois) (Prec. month)	Rég. (Bunches)	Noix (Nuts)	Cp/arbre (kg) (Cop/tree)	Coprah par noix (g) (Copra per nut)	Rég. (Bunches)	Noix (Nuts)	Cp/arbre (kg) (Cop/tree)	Cp/a % T (Cop/tree % T)
Essai PB-GC 3 (Trial PB-GC 3)		6-8 ans (6-8 years)			8-12 ans (8-12 years)		9-12 ans (9-12 years)		
GOA × GOA (témoin) (WAT × WAT) (control)	60,3	9,5	56	12,6	225	11,7	77	16,9	100
GOA × GRL (WAT × RLT)	55,2	11,8	89	27,6	312	12,8	102	31,4	186
GPY × GRL (PYT × RLT)	59,5	10,1	65	20,4	316	12,2	86	27,1	160
Essai PB-GC 8 (Trial PB-GC 8)		6-8 ans (6-8 years)			7-10 ans (7-10 years)		9-14 ans (9-14 years)		
GOA × GOA (témoin) (WAT × WAT) (control)	66,6	6,8	23	5,5	237	11,4	42	9,9	100
GOA × GVT (WAT × VTT)	60,5	11,6	92	19,2	212	13,6	110	23,2	234
GOA × GPY (WAT × PYT)	62,1	9,3	43	11,9	279	12,8	65	18,0	182
GML × GOA (MLT × WAT)	63,0	9,1	38	11,4	299	12,7	60	17,8	180

PB-GC 3 : moyenne des essais GC 3-1 et GC 3-2 plantés en 1969 et 1970 — (mean of trials GC 3-1 and GC 3-2 planted in 1969 and 1970)

PB-GC 8 : moyenne des essais GC 8-1 et GC 8-2 plantés en 1972 et 1973 — (mean of trials GC 8-1 and GC 8-2 planted in 1972 and 1973)

Prec. : délai entre la plantation et l'apparition de la première spathe — (time between planting and appearance of first spathe)

Rég. (Bunches) : moyenne du nombre annuel de régimes par arbre — (mean of the annual number of bunches per tree)

Noix (Nuts) : moyenne du nombre annuel de noix par arbre — (mean of the annual number of nuts per tree)

Cp/arbre (Cop/tree) : coprah annuel par arbre — (copra/tree/year)

(Jay *et al.*, 1990) confirme les origines très différentes de ces deux écotypes.

Le tableau II présente quelques résultats qui montrent que ces deux écotypes se combinent bien, à la fois entre eux et avec d'autres écotypes Grands.

2.2 — Le premier cycle de sélection : constitution des populations de base

Le premier cycle de sélection diffère des cycles suivants du fait de l'organisation de l'espèce en une mosaïque de populations (ou écotypes) bien différenciées : les unités sélectionnées sont des écotypes, alors que, par la suite, la sélection porte sur des individus.

La méthode mise en place à la station Marc Delorme consiste à créer deux populations complémentaires, la première à partir du Grand Ouest Africain (GOA), la seconde à partir du Grand Rennell (GRL). Ces deux populations, conçues de façon à présenter une bonne aptitude à la combinaison l'une vis-à-vis de l'autre, constitueront la base d'une sélection récurrente réciproque sur famille de demi-frères.

a. Première génération : phase de test

Chaque écotype est croisé avec deux testeurs, GOA et GRL. Un témoin constitué du croisement entre les deux testeurs complète le dispositif. Cette phase permet de répartir les écotypes en deux groupes :

- les écotypes donnant de meilleurs hybrides avec le testeur GOA qu'avec GRL seront classés dans le "groupe GRL" ;
- ceux qui se combinent mieux avec le testeur GRL seront classés dans le "groupe GOA" ;
- les écotypes donnant de bons hybrides avec les deux testeurs seront inclus à l'essai dans les deux groupes.

Dans certains cas, on préférera introduire dans l'un des groupes non pas l'écotype testé, mais son croisement avec le testeur appartenant au même groupe. Cette décision pourra être prise dans le cas d'un écotype présentant des caractéristiques spécifiques intéressantes (par exemple, résistance à une maladie) mais une aptitude à la combinaison insuffisante pour la production. Cette méthode constitue également un moyen pour accroître la représentation des testeurs GOA et GRL dans leur groupe respectif.

b. Seconde génération : phase de recombinaison

Une fois les écotypes répartis en deux groupes, la phase de recombinaison consiste à réaliser des croisements uniquement intra-groupes. Les deux populations sont alors constituées à partir de croisements dans lesquels les testeurs interviennent de façon plus ou moins importante.

La figure 2 présente une illustration de l'ensemble du premier cycle de sélection Grand \times Grand. Celui-ci aboutit à la constitution de deux populations de base, l'une présentant une bonne aptitude à la combinaison avec le Grand Rennell (Population G1₁), l'autre présentant une bonne aptitude à la combinaison avec le Grand Ouest Africain (Population G2₁).

3. — Les cycles suivants de sélection : amélioration des populations

Dès que les populations de base sont constituées, la méthode de sélection utilisée est une sélection récurrente réciproque sur familles de demi-frères. Chaque cycle de sélection comprend deux générations :

- une phase de tests (A.C.I.) permet de détecter les individus de la population G1₁ qui présentent une

lyphenols (Jay et al., 1990) confirms the very different origins of these two ecotypes.

Table II shows a few results indicating that these two ecotypes combine well, both with each other and with other Tall ecotypes.

2.2 — First selection cycle: making up basic populations

The first selection cycle differs from the following cycles due to the species being organized in a patchwork of well differentiated populations (or ecotypes); the units selected are ecotypes, whereas selection subsequently concentrates on individuals.

The method developed at the Marc Delorme station consists in creating two complementary populations, the first based on the West African Tall (WAT), the second based on the Rennell Tall (RLT). These two populations, designed to ensure good combining ability with each other, will form the basis for reciprocal recurrent selection on half-sib families.

a. First generation: test phase

Each ecotype is crossed with two testers, WAT and RLT. A control represented by the cross between the two testers completes the arrangement. This phase makes it possible to split the ecotypes into two groups:

- *ecotypes giving better hybrids with the WAT tester than with RLT will be placed in the "RLT group";*
- *those which combine better with the RLT tester will be classified into the "WAT group"*
- *ecotypes giving good hybrids with both testers will be included in the trial in both groups.*

In certain cases, preference will be given to introducing not the tested ecotype in one of the groups, but its cross with the tester from the same group. This decision may be taken in the case of an ecotype with worthwhile specific characteristics (disease resistance for example), but with insufficient combining ability for production. This method is also a way of increasing WAT and RLT tester representation in their respective groups.

b. Second generation. recombination phase

Once the ecotypes have been split into two groups, the recombination phase consists in carrying out within-group crosses only. The two populations are then made up from crosses in which the testers play a role of varying importance.

Figure 2 shows the diagrammatical representation of the whole of the first Tall \times Tall selection cycle, which results in two basic populations, one of which combines well with the Rennell Tall (Population T1₁), and the other with the West African Tall (Population T2₁).

3. — Subsequent selection cycles: population improvement

As soon as the basic populations have been formed, the selection method used is a reciprocal recurrent selection on half-sib families. Each selection cycle involves two generations:

- *a test phase (ICA), to identify individuals in population T1₁ offering good combining ability with*

bonne aptitude à la combinaison avec un testeur issu de la population G2₁, et réciproquement. Les géniteurs testés sont simultanément autofécondés, pour assurer leur conservation et leur multiplication (50 à 100 plants issus d'autofécondation pour chaque géniteur) ;

- une phase de recombinaison génétique consiste à intercroiser les meilleurs géniteurs (ou leurs autofécondations) séparément pour chaque population. Les deux populations améliorées G1₂ et G2₂ ainsi obtenues constituent la base du cycle suivant de sélection. La figure 3 est une illustration d'un cycle de sélection récurrente réciproque Grand × Grand ;

Un cycle de sélection s'étale en théorie sur deux générations, soit environ 25 ans ; cependant, il est possible de gagner du temps en réalisant de façon plus ou moins simultanée la phase de test et la phase de recombinaison génétique. Ce point sera précisé ultérieurement.

4. — Choix des testeurs

En début de sélection, le choix des testeurs est généralement limité à un petit nombre d'écotypes dont on a montré la complémentarité par la valeur de leur croisement (les écotypes GOA et GRL à Port Bouët). Il est cependant rapidement possible d'améliorer les testeurs en sélectionnant dans chacun des écotypes des individus supérieurs.

Ainsi, à la station Marc Delorme, les essais d'amélioration d'hybrides entre écotypes ont permis d'identifier des géniteurs Grand Ouest Africain et Grand Rennell qui présentent une excellente aptitude à la combinaison en croisement avec des Grand comme avec des Nain (Bourdoux *et al.*, 1990).

En Côte-d'Ivoire, les deux testeurs GOA et GRL employés actuellement pour la poursuite du premier cycle de sélection sont chacun constitué des autofécondations de trois géniteurs sélectionnés : soit, de trois géniteurs Grand Rennell qui produisent :

- en croisement avec le Grand Ouest Africain, 11.1 % de plus que l'hybride entre écotypes GOA × GRL (coprah par arbre, moyenne 5-8 ans),
- en croisement avec le Nain Rouge Cameroun, 9.1 % de plus que l'hybride entre écotypes NRC × GRL (coprah par arbre, moyenne 5-7 ans),
- en croisement avec le Nain Rouge Malais, 20.6 % de plus que l'hybride entre écotypes NRM × GRL (coprah par arbre, moyenne 4-9 ans),

ainsi que trois Grand Ouest Africain qui, croisés avec le Nain Jaune Malais, produisent 10.8 % de plus au jeune âge (4-8 ans) et 15.6 % de plus à l'âge adulte (9-10 ans) que la moyenne des descendances NJM × GOA testées. Deux de ces géniteurs transmettent, en outre, une tolérance à la chute des noix causée par *Phytophthora* (Franqueville *et al.*, 1989).

L'emploi de tels testeurs, à base génétique relativement étroite, présente un risque. Il peut y avoir amélioration de la valeur en combinaison des populations avec les testeurs sans qu'il y ait une réelle amélioration de la valeur en combinaison des deux populations. Cependant, d'après Gallais (1989), les résultats expérimentaux obtenus sur le maïs indiquent que ces risques sont faibles. D'autres expériences réalisées sur le maïs indiquent que la réponse à la sélection est meilleure lorsque le testeur présente une faible aptitude générale à la combinaison (Wricke et Weber, 1986). Mais dans le cas du cocotier, les essais génétiques sont utilisés pour estimer directement la valeur des hybrides vulgarisés. Il est donc important que les hybrides en test soient les plus productifs possibles. Pratiquement, ceci implique le choix de testeurs qui présentent une bonne aptitude à la combinaison.

a tester from population T2₁, and vice versa. The tested parents are simultaneously selfed, to ensure their preservation and multiplication (50 to 100 plants obtained by selfing for each parent) ;

- *a genetic recombination phase consisting in intercrossing the best parents (or their selfs) separately for each population. The two improved populations T1₂ and T2₂ obtained in this way form the basis for the following selection cycle. Figure 3 illustrates a Tall × Tall reciprocal recurrent selection cycle.*

In theory, a selection cycle is spread over two generations, i.e. around 25 years. Time can be saved, however, by proceeding with the test phase and the genetic recombination phase more or less simultaneously. We shall return to this point later.

4. — Choice of testers

At the start of selection, tester choice is usually limited to a small number of ecotypes whose complementarity has been shown by the value of their cross (the WAT and RLT genotypes at Port Bouët). Even so, the testers can be rapidly improved by selecting superior individuals from each of the ecotypes.

*Thus, at the Marc Delorme station, trials for the improvement of between-ecotype hybrids resulted in identification of West African and Rennell Tall parents, which have excellent combining ability in crosses with Tall and with Dwarf (Bourdoux *et al.*, 1990).*

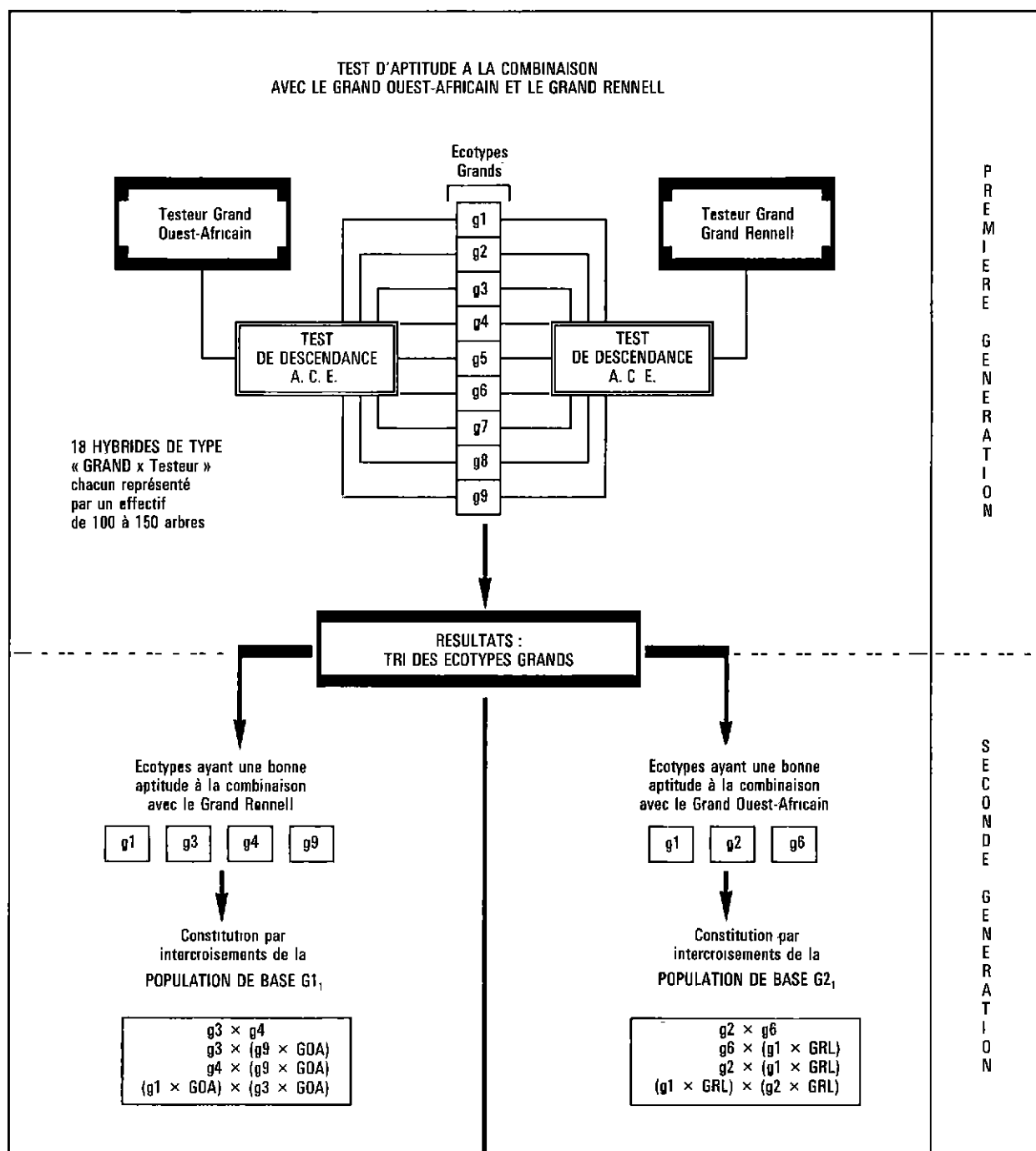
In Côte-d'Ivoire, the two WAT and RLT testers currently used for continuation of the first selection cycle each comprise the selfs of three selected parents, i.e. three Rennell Tall parents, which produce:

- *11.1% more than the hybrid between WAT and RLT ecotypes (coprah/palm, average 5-8 years) when crossed with the West African Tall,*
- *9.1% more than the hybrid between CRD × RLT ecotypes (coprah/palm, average 5-7 years) when crossed with the Cameroon Red Dwarf,*
- *20.6% more than the hybrid between MRD × RLT ecotypes (coprah/palm, average 4-9 years) when crossed with the Malayan Red Dwarf,*

*along with three West African Tall which, when crossed with the Malayan Yellow Dwarf, produce 10.8% more than the average for the MYD × WAT progenies tested when young (4-8 years) and 15.6% more when adult (9-10 years). In addition, two of these parents transmit tolerance to nutfall caused by *Phytophthora* (de Franqueville *et al.*, 1989).*

Using such testers, with a relatively narrow genetic base, is risky. There may be an improvement in value when populations are combined with the testers without there being any real improvement in value when the two populations are combined. However, according to Gallais (1989), the experimental results obtained with maize indicate that these risks are low. Other experiments conducted on maize indicate that the response to selection is better when the tester has low general combining ability (Wricke and Weber, 1986). However, with coconut, genetic trials are used to estimate the value of extended varieties directly. It is therefore important that the hybrids being tested are the most productive possible. In practice, this means choosing testers which have good combining ability.

FIG. 2 — Amélioration des hybrides de Grand : premier cycle de sélection (exemple théorique basé sur l'étude de neuf écotypes Grand numérotés g1 à g9)



Compte tenu des effectifs proposés, cet exemple nécessite la plantation d'environ 30 hectares et la réalisation de 4 000 fécondations artificielles.

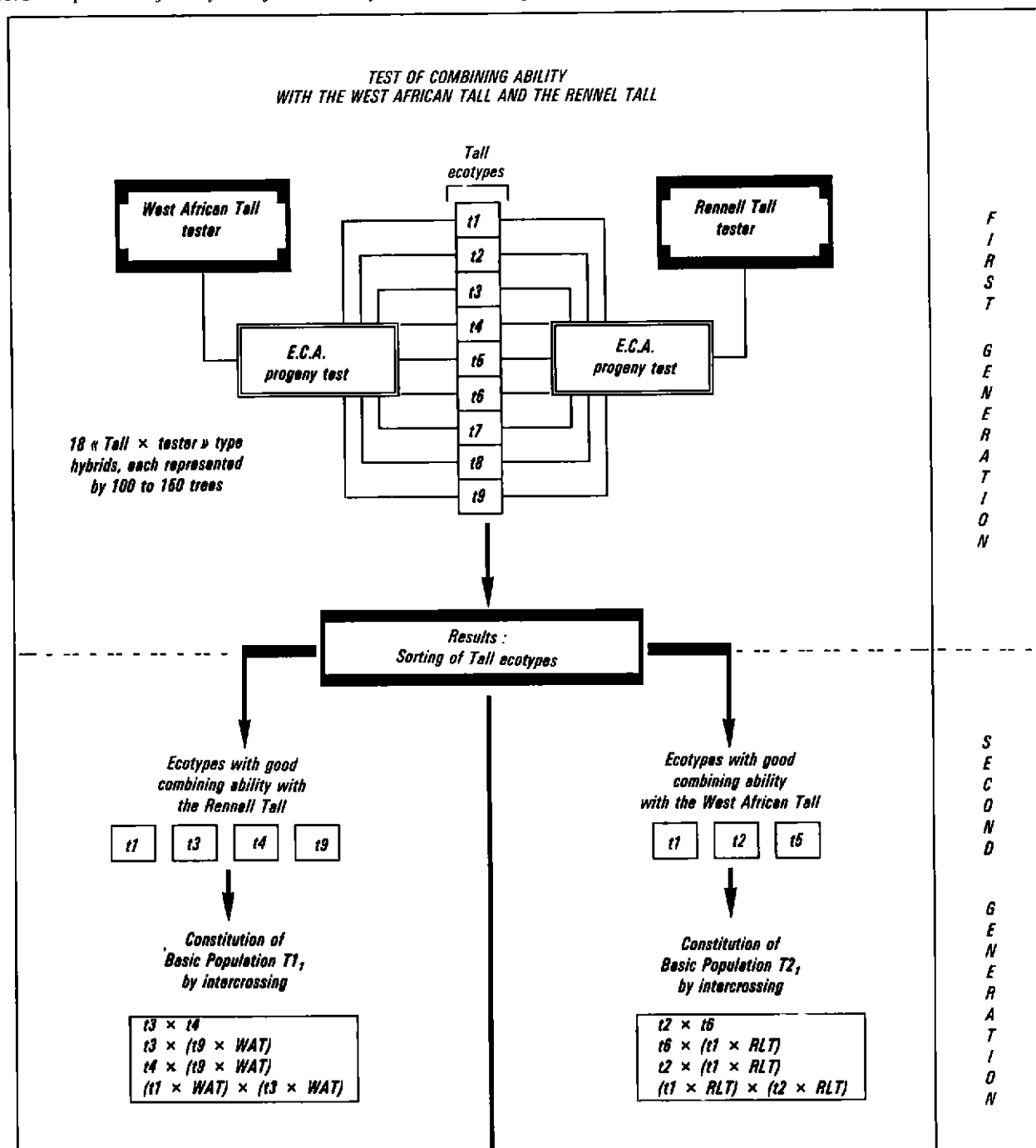
L'emploi comme testeurs de géniteurs sélectionnés devrait permettre un gain immédiat de l'ordre de 10 % sur l'ensemble de la sélection. D'autre part, de nouveaux géniteurs GOA et GRL sont en cours d'évaluation ; les meilleurs d'entre eux viendront augmenter progressivement la base génétique des testeurs.

Les testeurs évolueront en fonction des résultats de chaque cycle de sélection. D'une façon générale, les testeurs d'un cycle donné n seront constitués à partir du meilleur matériel détecté au cycle précédent $n - 1$. Ainsi, au second cycle de sélection, les testeurs seront recherchés parmi les hybrides testés au premier cycle. Si deux hybrides ($Eco1 \times GOA$) et ($Eco2 \times GRL$) se révèlent supérieurs au témoin, les hybrides réciproques ($Eco1 \times GRL$ et $Eco2 \times GOA$) pourront être

Using selected parents as testers should lead to an immediate gain of around 10% for the selection operation as a whole. New WAT and RLT parents are currently being assessed and the best of them will be used to gradually widen the genetic base of the testers.

The testers will evolve in line with the results of each selection cycle. Generally speaking, the testers in a given cycle n will be composed of planting material detected during the previous cycle $n - 1$. Thus, in the second selection cycle the testers will be sought among the hybrids tested in the first cycle. If two hybrids ($Eco1 \times WAT$) and ($Eco2 \times RLT$) prove to be better than the control, the reciprocal hybrids ($Eco1 \times RLT$ and $Eco2 \times WAT$) could be chosen as testers. If no hybrid is better than the control, the first cycle testers will be kept.

FIG. 2 — Improvement of Tall hybrids : first selection cycle –theoretical example based on a study of 9 Tall ecotypes numbered from t1 to t9



Given the numbers proposed, this example requires an area of around 30 hectares and 4, 000 hand pollinations

choisis comme testeurs. Dans le cas où aucun hybride ne surpasse le témoin, les testeurs du premier cycle seront maintenus.

Lors des cycles suivants, les testeurs seront obtenus en intercroisant, séparément pour chaque population, les autofécondations des meilleurs géniteurs détectés au cycle précédent. L'un au moins des deux testeurs sera reproduit à grande échelle dans des champs semenciers.

5. — Création variétale

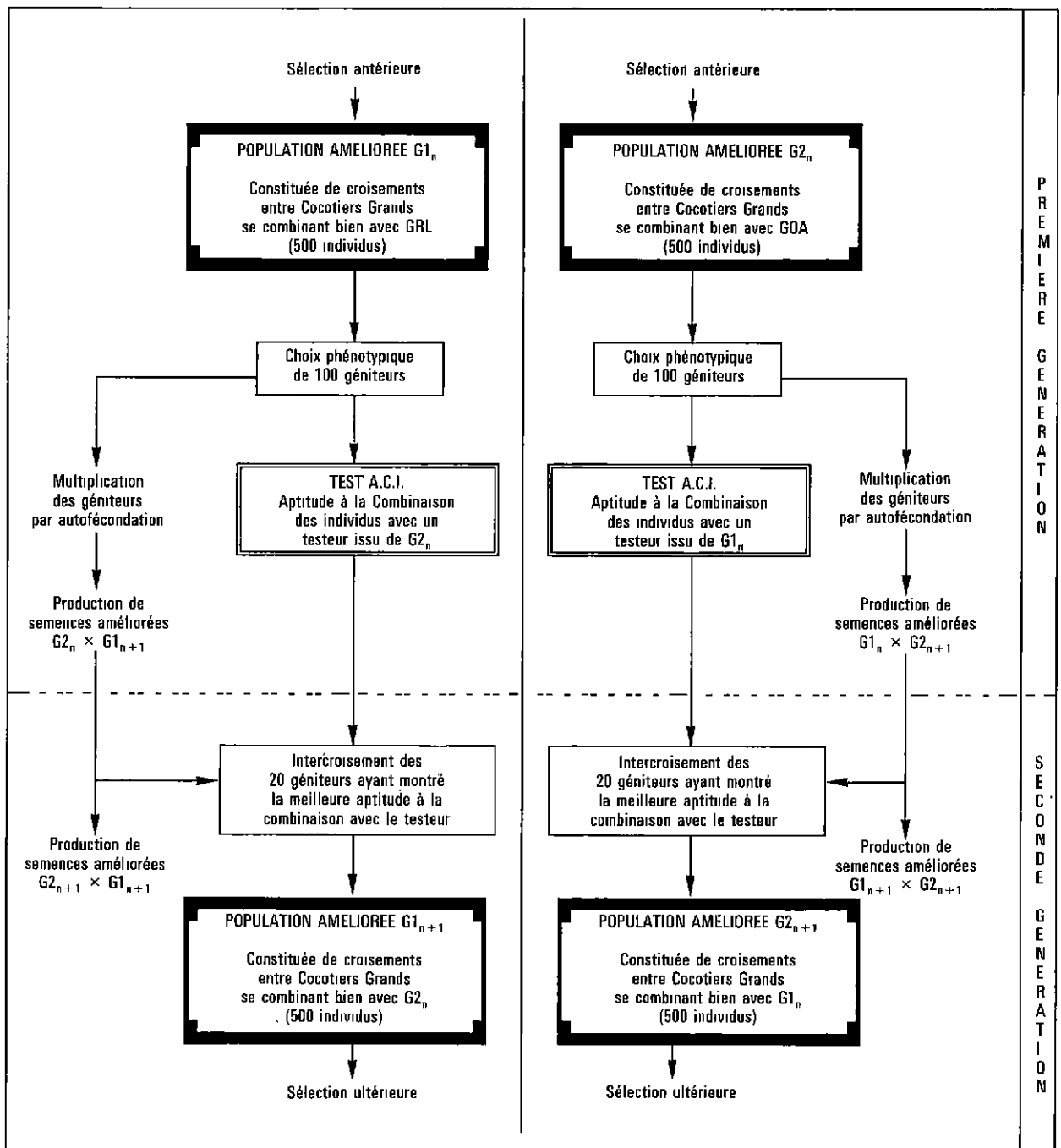
Chez le cocotier, il est difficile de produire des quantités importantes de semences en intercroisant deux familles d'autofécondation. Pour plusieurs raisons ces autofécondations sont difficiles à obtenir : en Côte-d'Ivoire l'expérience a montré

In the following cycles, the testers will be obtained by intercrossing the selfs of the best parents detected in the previous cycle, separately for each population. At least one of the testers will be reproduced on a large scale in seed gardens.

5. — Varietal creation

With coconut, it is difficult to produce large quantities of seeds by intercrossing two selfed families. These selfs are difficult to obtain, for several reasons: experience in Côte-d'Ivoire has shown that, for certain parents, it is necessary

FIG. 3 — Amélioration des hybrides Grand × Grand. Description d'un cycle de sélection récurrente réciproque



Compte tenu des effectifs proposés dans cet exemple, un cycle de sélection nécessite une surface d'environ 300 hectares et la réalisation de 40 000 fécondations artificielles. Cette estimation comprend la plantation d'un champ semencier de 90 hectares permettant la production d'environ un million de semences par an.

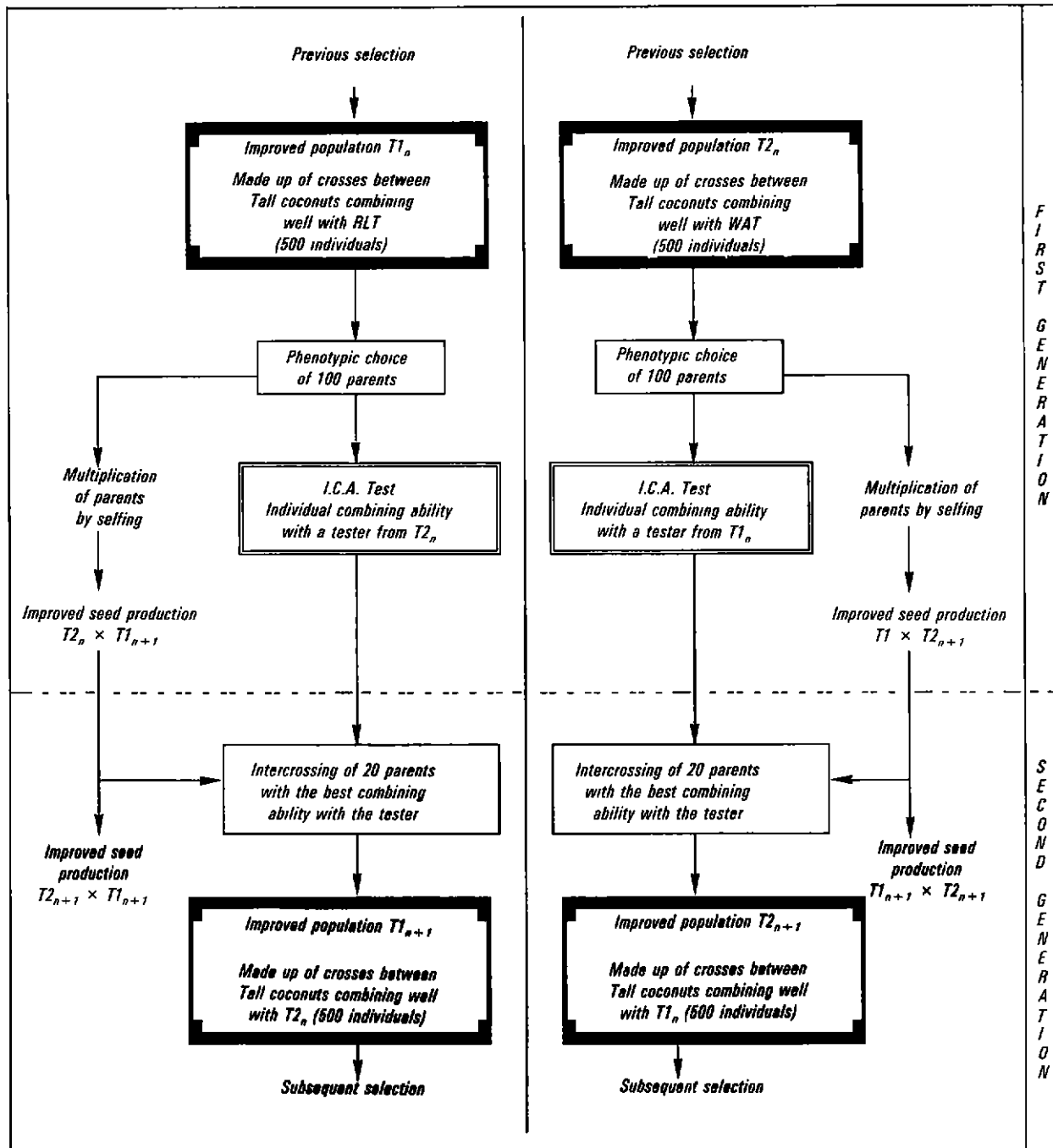
que, pour certains géniteurs, il avait fallu réaliser des autofécondations pendant plusieurs années pour obtenir une famille de 100 progénies. De plus, les autofécondations ont souvent une faible production de noix (dépression de consanguinité chez les Grand). Cette contrainte a des conséquences sur la production de semences.

Tous les tests de descendance décrits offrent cependant des possibilités de création variétale. Au premier cycle, les meilleurs hybrides entre écotypes et testeurs peuvent être reproduits grâce à la technique de pollinisation assistée (Nucé de Lamothe et Rognon, 1972).

to proceed with selfing for several years before a family of 100 progenies is obtained. In addition, selfs often produce low nut yields (inbreeding depression in Talls). This constraint has consequences for seed production.

Nevertheless, all the progeny tests described offer the possibility of varietal creation. In the first cycle, the best hybrids between ecotypes and testers can be reproduced via assisted pollination (de Nucé de Lamothe and Rognon, 1972).

FIG. 3 — Improvement of Tall × Tall hybrids. Description of a reciprocal recurrent selection cycle



Given the numbers in this example, a selection cycle requires an area of around 300 hectares and 40,000 hand pollinations. This estimate includes the planting of a 90 ha seed garden, enabling the production of around a million seeds per year

Lors des cycles suivants, la sélection porte sur des individus. La production de semences sera réalisée, pour un cycle de sélection n , de deux façons successives :

- à la fin de la phase de test, les meilleurs croisements en test seront reproduits par pollinisation assistée. Ceci implique que l'un au moins des testeurs ait été préalablement multiplié dans des champs semenciers. Les autofécondations des meilleurs géniteurs de la population réciproque fourniront le pollen nécessaire. Les semences ainsi obtenues résulteront donc du croisement entre un testeur (sélectionné au cycle $n - 1$) et des géniteurs sélectionnés au cycle n ;

In the following cycles, selection concentrates on individuals. Seeds will be produced in two successive ways for a given selection cycle n :

- at the end of the test phase, the best crosses in tests will be reproduced by assisted pollination. This assumes that at least one of the testers has been multiplied beforehand in seed gardens. The selfs of the best parents in the reciprocal population will provide the necessary pollen. The seeds obtained in this way will therefore result from a cross between a tester (selected in cycle $n - 1$) and parents selected in cycle n ;

- pendant la phase de recombinaison, les meilleurs géniteurs seront intercroisés, en partie pour constituer les testeurs du cycle $n + 1$. L'un au moins de ces testeurs sera multiplié dans des champs semenciers. Dès lors, il sera possible de créer une nouvelle génération de semences, qui résultera du croisement entre un testeur et des géniteurs sélectionnés au même cycle n (Fig. 4).

Cette méthode "en deux temps"⁽¹⁾ permet de proposer des semences supérieures à chaque génération, bien que les tests de descendance ne soient réalisés qu'une génération sur deux. La valeur des croisements en test permet également d'envisager une création variétale par voie clonale lorsque la technique sera maîtrisée.

DISCUSSION

1. — Utilisation de la sélection phénotypique

Diverses expériences ont montré que chez le cocotier la valeur des parents ne pouvait être utilisée pour prédire efficacement la valeur des hybrides qui en résultent (du moins pour les caractères peu héritables tels que le rendement). L'amélioration du cocotier exige donc l'utilisation de tests de descendance. Avec les méthodes actuelles, le test et la multiplication d'un géniteur occupent une surface d'environ

- during the recombination phase, the best parents will be intercrossed, partly to obtain testers for cycle $n + 1$. A least one of these testers will be multiplied in seed gardens. From then onwards, it will be possible to create a new generation of seeds, which will result in the cross between a tester and parents selected in the same cycle n (Fig. 4).

This "two-stage" method⁽¹⁾ means that superior seeds can be proposed at each new generation, even though the progeny tests are only carried out every other generation. The value of the crosses being tested also makes it possible to consider variety creation from clones, once the technique has been mastered.

DISCUSSION

1. — Use of phenotypic selection

Various experiments have shown that in coconut, the value of the parents could not be used to reliably forecast the value of the resulting hybrids (at least for the characters with low heritability, such as yields). Coconut improvement therefore requires the use of progeny tests. With current methods, testing and multiplying a parent takes up an area of around a hectare. The costs involved severely limit the number



FIG 4 — Hybride PB 213 – GOA × GRL — (Hybrid PB 213 – WAT × RT)

(1) A la station Marc Delorme, le premier hybride Grand × Grand proposé à la vulgarisation a été le croisement entre les deux testeurs GOA et GRL. Cet hybride a été cependant peu diffusé, les planteurs préférant les hybrides Nain × Grand plus précoces. L'hybride a été ensuite amélioré : des géniteurs GRL ont été individuellement testés pour l'aptitude à la combinaison avec GOA. Ces géniteurs ont été multipliés par autofécondation, ce qui permettra de produire des semences améliorées dès 1992.

(1) At the Marc Delorme station, the first Tall × Tall hybrid proposed for extension was the cross between the WAT and RLT testers. However, this hybrid was not very widely distributed, as growers preferred more precocious Dwarf × Tall hybrids. The hybrid was then improved. RLT parents were individually tested for combining ability with the WAT. These parents were multiplied by selfing, which will make it possible to produce improved seeds from 1992 onwards.

un hectare. Les coûts impliqués limitent fortement le nombre d'arbres étudiés à chaque cycle de sélection. Une voie de recherche prioritaire concerne la mise au point de tests précoces (résistance aux maladies, vigueur...) qui permettraient d'éliminer certains croisements avant leur plantation au champ.

Un choix préalable des géniteurs à tester reste donc nécessaire. Ce choix, s'il n'est pas aléatoire, repose sur la sélection phénotypique. Toute la difficulté réside dans la définition des critères de sélection à employer. Le rendement, exprimé en coprah par arbre, peut être décomposé en trois facteurs multiplicatifs : nombre de régimes, nombre de noix par régime et coprah par noix. Le plus souvent, le coprah par noix est la composante la plus héritable, le nombre de noix par régime est la plus variable. Ces deux composantes sont en forte corrélation négative. Des simulations ont montré que la sélection sur le coprah par noix pouvait entraîner une diminution du rendement (Bourdeix, 1988). D'autre part, en sélectionnant uniquement sur le nombre de noix, on risque de provoquer une forte diminution de la taille des noix. En conclusion, plutôt que de favoriser une composante particulière, mieux vaut réaliser une sélection d'intensité faible sur le rendement. L'influence de cette sélection sur la moyenne des hybrides produits sera probablement faible, en revanche elle aura sans doute une influence favorable sur leur homogénéité.

Une voie intéressante actuellement en étude concerne la sélection sur le pourcentage de coprah calculé sur noix sans eau. Les premières estimations réalisées à la station Marc Delorme semblent indiquer que cette caractéristique est héritable et peu corrélée au nombre de noix. La teneur en coprah de la noix pourrait donc fournir un critère de sélection supplémentaire. Dans tous les cas, la sélection sur un index tenant compte du mode de transmission des caractères et de leurs corrélations, devrait guider le choix des individus à tester.

2. — Intérêt d'une méthode de sélection récurrente

Le principe de la sélection récurrente réside dans l'utilisation de l'intercroisement pour créer, à partir du matériel sélectionné, une population améliorée qui servira de base au cycle suivant de sélection. L'intérêt des méthodes de sélection récurrente a été discuté par de nombreux auteurs : ces méthodes s'efforcent de concilier deux objectifs *a priori* contradictoires, un progrès génétique rapide et une gestion à long terme de la variabilité génétique. Elles reposent sur la dissociation des processus de création variétale et d'amélioration générale du matériel. De nombreuses expérimentations ont confirmé sur le terrain l'efficacité des méthodes de sélection récurrente (Hallauer et Miranda, 1981 ; IRHO, 1989).

Une limitation de la méthode proposée réside dans la longueur du cycle de sélection, qui comporte deux générations. Cependant, une gestion rationnelle de la variabilité génétique implique l'alternance de phases de tests (qui permettent de détecter des génomes performants), et de phases de recombinaisons (qui créent de nouvelles associations géniques). D'autre part, il est possible de réaliser la phase de recombinaison de façon partiellement dérobée grâce à une sélection précoce : les géniteurs se comportant bien seront intercroisés avant que les résultats définitifs des tests génétiques ne soient connus. Seuls les croisements entre géniteurs confirmés seront ensuite retenus pour la constitution de la population améliorée. D'autre part, les connexions entre les deux axes de sélection Nain \times Grand et Grand \times Grand - qui seront présentées dans le troisième volet de cet article - permettront une certaine économie de moyens.

De plus, le schéma décrit permet de proposer des semences supérieures à chaque génération, bien que les tests de descendance ne soient réalisés qu'une génération sur deux. Enfin, certains essais intermédiaires, destinés spécifi-

of palms studied in each selection cycle. One priority line of research is the development of early tests (resistance to diseases, vigour, etc), which would make it possible to eliminate certain crosses before they are planted in the field.

It is therefore necessary to carry out prior selection of the parents to be tested. This choice, if not random, is based on phenotypic selection. The difficulty lies entirely in defining the selection criteria to be used. Yield, expressed as copra per palm, can be broken down into three multiplicative factors: number of bunches, number of nuts/bunch and copra/nut. Copra/nut is usually the most heritable character; the number of nuts/bunch is the most variable character. These two components are highly negatively correlated. Simulations have shown that selection based on copra/nut could lead to yield reduction (Bourdeix, 1988). In addition, by only selecting according to the number of nuts, there is a risk of causing a substantial reduction in nut size. To conclude, rather than favouring a particular component, it is best to carry out low intensity selection based on yields. The effect of such selection on the mean of the hybrids produced will probably be low, but it will no doubt have a favourable effect on their homogeneity.

An interesting approach currently being studied is selection according to the percentage of copra calculated from nuts without water. The first estimates made at the Marc Delorme station seem to indicate that this characteristic is heritable and only slightly correlated to the number of nuts. The percentage of copra/nut could therefore provide an additional selection criterion. In all cases, selection based on an index taking into account the way characters are transmitted and their correlations, should provide guidance in the choice of individuals to be tested.

2. — Merits of a recurrent selection method

The principle of recurrent selection lies in the use of intercrossed selected material to produce an improved population, which will be used as the basis for the following selection cycle. The merits of recurrent selection methods have been discussed by numerous authors: these methods attempt to reconcile two apparently contradictory aims, one being rapid genetic progress, the other the long-term management of genetic variability. They are based on dissociation of varietal creation processes and overall planting material improvement. Numerous experiments have confirmed in the field that recurrent selection methods are effective (Hallauer and Miranda, 1981 ; IRHO, 1989).

One limitation of the method proposed is the length of the selection cycle, which involves two generations. However, rational management of genetic variability involves alternating test phases (which enables detection of genomes that perform well), and recombination phases (which create new genetic associations). It is also possible to partly anticipate the recombination phase through early selection: the parents that perform well are intercrossed before the final results of the genetic tests are known. Only the crosses between confirmed parents will subsequently be used for the improved population. In addition, the connections between the two selection approaches - Dwarf \times Tall and Tall \times Tall - which will be described in the third part of this article - will enable certain short-cuts to be taken.

The scheme described makes it possible to offer superior seeds at each new generation, even though progeny tests are only carried out every other generation. Finally, certain intermediate trials, specifically geared towards varietal creation, could possibly complete the experimental design and

quement à la création variétale, pourront éventuellement compléter le dispositif et permettront d'améliorer la qualité des semences (sélection généalogique sur les aptitudes à la combinaison).

3. — Choix d'une sélection de type réciproque

Le choix d'une méthode de sélection de type réciproque repose sur l'hypothèse qu'il existe des caractéristiques génétiques complémentaires pour certaines composantes. En ce cas, si le rendement peut s'exprimer comme le produit de ces composantes, on obtiendra un effet d'hétérosis d'autant plus fort que les parents sont différents pour chacune de ces composantes. Une telle situation est décrite notamment chez la vesce commune (Demarly, 1977), la tomate (Powers, 1944) et le palmier à huile (Gascon *et al.*, 1966).

La supériorité de l'hybride GOA × GRL sur chacun des écotypes GOA et GRL s'explique très bien dans ce cadre, et c'est ce qui nous a conduit à choisir ces deux populations comme bases du schéma réciproque. Le croisement de ces deux écotypes a donné l'hybride Grand × Grand le plus productif obtenu jusqu'à présent en Côte-d'Ivoire. Le fait de maintenir GOA et GRL séparés dans deux populations permet de transférer en partie les bonnes caractéristiques du croisement GOA × GRL aux hybrides vulgarisés. Cette option, qui permet de recréer au niveau variétal les associations favorables détectées dans les tests, se justifie donc sur le plan pratique, car elle tient largement compte des acquis.

4. — Alternative à la sélection récurrente réciproque

Une critique à l'encontre de la SRR est que, sauf en présence de superdominance ou de distribution aléatoire des allèles favorables, le maintien de deux populations en isolement risque d'empêcher la réalisation du génotype optimal qui pourrait être fixé par un schéma impliquant l'inbreeding (Pooni *et al.*, 1990).

Un tel schéma nous paraît peu réaliste pour le cocotier. Comme nous l'avons déjà souligné, il existe un fort effet d'hétérosis chez cette plante. Les hybrides ont une production nettement supérieure à celle d'écotypes et *a fortiori* d'autofécondations. Même si le gain théorique que l'on pourrait espérer en créant des lignées était supérieur à celui qu'offre la SRR, la durée nécessaire pour combler ce handicap initial apparaît réhibitoire. De plus, la taille des effectifs pratiquement utilisables, rend probable une perte de variabilité à chaque cycle de sélection, si importante, que les populations seront fixées avant que les lignées aient dépassé les hybrides (Gallais et Fouilloux, 1988).

Chez le palmier à huile, une alternative à la SRR a été décrite par Rosenquist (1989) sous le nom de "Family and Individual Palm Selection" (FIPS) où les meilleurs individus des familles sélectionnées sont choisis comme géniteurs. Son objectif est de mettre l'accent sur les aptitudes générales à la combinaison tout en maintenant un certain isolement entre les populations pour exploiter les effets d'hétérosis.

Cette méthode présente vis-à-vis de la SRR l'inconvénient suivant ce sont les géniteurs, et non les hybrides qui sont testés. Par conséquent, on ne dispose que d'une estimation indirecte de la valeur de ces derniers. La FIPS est donc probablement moins efficace que la SRR en terme de création variétale.

5. — Structure des unités en test

A l'exception du premier cycle de sélection, l'ensemble du schéma proposé repose sur l'étude de familles de demi-frères. Les unités en test résultent du croisement entre un individu (pris comme mâle) et un testeur, en général population ou famille.

enable seed quality improvement (pedigree selection based on combining ability).

3. — Choice of a reciprocal type selection method

*The choice of a reciprocal type selection method is based on the hypothesis that complementary genetic characteristics exist for certain components. In this case, if yield can be expressed as a product of these components, the greater the difference between the parents for each of these components, the greater will be the heterosis effect obtained. Such a situation has been particularly described for common vetch (Demarly, 1977), tomato (Powers, 1944) and oil palm (Gascon *et al.*, 1966).*

The superiority of the WAT × RLT hybrid over each of the WAT and RLT ecotypes can be explained very easily in this context and this is what led us to choose these two populations as the basis for the reciprocal scheme. The cross between these two ecotypes gave one of the most highly productive Tall × Tall hybrids obtained to date in Côte-d'Ivoire. The fact of keeping WATs and RLTs separate in two populations makes it possible to transfer part of the good characteristics from the WAT × RLT cross to extended hybrids. This option, which makes it possible to recreate the favourable associations detected in tests at varietal level, is therefore justified from a practical point of view, since it takes achievements into account effectively.

4. — Alternative to reciprocal recurrent selection

*One criticism that can be made of RRS is that isolating the two populations from each other may prevent the production of the optimum genotype which could be fixed by applying an inbreeding scheme (Pooni *et al.*, 1989), unless there is overdominance or random distribution of the favourable alleles.*

We feel that such a scheme is not very realistic for coconut. As we have already emphasized, there is a strong heterosis effect in this plant. The production of the hybrids is distinctly better than that of the ecotypes and even more so than that of the selfs. Even if the theoretical gain that can be expected by creating pure lines were superior to that offered by RRS, the time taken to cancel out this initial handicap seems to rule it out. In addition, the size of the numbers used in practice means that there will probably be such substantial variability loss in each selection cycle that the populations will be fixed before the families have overtaken the hybrids (Gallais and Fouilloux, 1988).

In the oil palm, one alternative to RSS was described by Rosenquist (1989) under the name of "Family and Individual Palm Selection" (FIPS), where the best individuals from selected families are chosen as parents. Its aim is to place emphasis on general combining ability, whilst maintaining a certain amount of isolation between the populations, so as to exploit heterosis effects.

Compared to RRS, this method entails the following drawback: it is parents and not hybrids that are tested. Consequently, this only leads to an indirect estimation of the value of the latter. FIPS is therefore probably less effective than RRS in terms of variety creation.

5. — Structure of the units tested

Apart from the first selection cycle, the scheme proposed is generally based on the study of half-sib families. The units tested result from the cross between an individual (taken as the male) and a tester, usually a population or family.

D'autres méthodes sont envisageables : en particulier, la sélection récurrente réciproque sur familles de pleins-frères (SRR FS) peut être théoriquement plus efficace que la sélection récurrente réciproque sur familles de demi-frères (SRR HS) pour des caractères ayant une faible héritabilité (Gallais, 1978).

Le choix d'une sélection sur famille de demi-frères est essentiellement lié à la biologie de la plante. Chez le cocotier, le rendement des fécondations artificielles limite les plans de croisement techniquement réalisables. Ainsi, pour créer une famille d'une soixantaine de pleins frères (effectif nécessaire au test) il faudrait réaliser environ 20 fécondations sur chacun des deux parents, ce qui demande plus d'un an et demi. Un tel délai rend complexe la gestion des essais génétiques. La création d'une famille de demi-frères est plus aisée, puisqu'un géniteur peut polliniser de nombreux arbres-mères. Enfin, sur cette plante, le croisement de deux arbres ne peut pas être vulgarisé à grande échelle.

CONCLUSION

La première partie de cet article a proposé une synthèse des acquis récents de la sélection du cocotier. Les orientations définies ont contribué à mettre au point le schéma d'amélioration génétique utilisé en Côte-d'Ivoire par l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux. Ce schéma comprend deux principaux axes : amélioration des hybrides Grand \times Grand et amélioration des hybrides Nain \times Grand.

Dans cette seconde partie, une méthode d'amélioration des hybrides Grand \times Grand a été décrite : deux populations sont créées en utilisant deux testeurs complémentaires, puis améliorées l'une par rapport à l'autre grâce à une sélection récurrente réciproque sur famille de demi-frères.

La méthode retenue repose sur les acquis antérieurs de l'amélioration. Elle exploite le phénomène de vigueur hybride, particulièrement net chez le cocotier. La sélection est initiée à partir de deux écotypes qui ont montré le meilleur comportement en hybridation. D'autre part l'utilisation comme testeurs de géniteurs sélectionnés permet de transférer l'essentiel du progrès génétique réalisé lors des étapes précédentes de la sélection.

Les contraintes liées à la biologie de la plante ont été prises en compte. En particulier, l'option qui consiste à tester des familles de demi-frères est adaptée au faible rendement des fécondations artificielles chez le cocotier. La multiplication par autofécondation des géniteurs testés s'avère indispensable, puisque c'est le pollen prélevé sur ces autofécondations qui permet d'assurer une production de semences à grande échelle. Seule la mise au point d'une technique de multiplication végétative *in vitro* permettrait d'éviter ce recours aux autofécondations. Il n'en reste pas moins que, du fait du fort encombrement de la plante, le nombre d'arbres étudiés à chaque cycle de sélection est limité. Une voie de recherche prioritaire concerne donc la mise au point de tests précoces qui permettraient d'éliminer certains croisements avant leur plantation au champ. Une autre limitation de la méthode proposée réside dans la longueur du cycle de sélection, qui s'étale sur deux générations. Cependant une gestion rationnelle de la variabilité génétique implique nécessairement l'alternance de phases de tests, qui permettent de détecter des génomes performants, et de phases de recombinaisons qui créent de nouvelles associations géniques. D'autre part, le schéma décrit permet de produire du matériel supérieur à chaque génération, bien que les tests de descendance ne soient réalisés qu'une génération sur deux.

La troisième partie de cet article sera consacrée à l'amélioration des hybrides Nain \times Grand et à la description des connexions entre les deux axes de sélection, Grand \times Grand et Nain \times Grand. L'intégration possible de la méthode à un réseau international de recherche sera aussi abordée.

Other methods can be considered: in particular, reciprocal recurrent selection on full-sib families (FS RRS), may be more effective in theory than reciprocal recurrent selection on half-sib families (HS RRS) for characters with low heritability (Gallais, 1978).

The choice of selection involving half-sib families is basically linked to the plant's biology. In coconut, hand pollination yields limit technically feasible crossing plans. Thus, to create a family of sixty or so full-sibs (the number required for a test), twenty pollination operations would be required on each of the two parents, which would take over 1 year. Such a delay makes genetic trial management complicated. It is easier to create a family of half-sibs, since a parent can pollinate numerous mother-palms. Finally, with this plant, a cross between two palms cannot undergo largescale extension

CONCLUSION

The first part of this article proposed a rundown of recent achievements in coconut breeding. The approaches defined led to development of the genetic improvement scheme used in Côte-d'Ivoire by the Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux. This scheme involves two main lines of research: Tall \times Tall hybrid improvement and Dwarf \times Tall hybrid improvement.

In this second part, a Tall \times Tall hybrid improvement method has been described: two populations were created using two complementary testers, then improved with respect to each other using reciprocal recurrent selection on half-sib families.

The method adopted is based on previous improvement achievements. It exploits the hybrid vigour phenomenon, which is particularly marked in coconut. Selection is begun from two ecotypes showing the best performance when hybridized. In addition, using selected parents as testers makes it possible to transfer most of the genetic progress made during previous selection stages.

*The constraints linked to the plant's biology were taken into account. In particular, the option that consists in testing half-sib families is adapted to the low hand pollination yields in coconut. It proves essential to self the parents tested, since it is the pollen taken from these selfs that makes it possible to proceed with large-scale seed production. Only the development of an *in vitro* vegetative propagation technique would make it possible to avoid selfing. Nevertheless, given the bulkiness of the plants, the number of palms studied in each selection cycle is limited. One priority line of research thus involves the development of early tests that would make it possible to eliminate certain crosses before they are planted in the field. Another limitation of the method proposed lies in the length of the selection cycle, which is spread over two generations. However, rational management of genetic variability necessarily involves alternating test phases, which make it possible to detect genomes that perform well, and recombination phases, which create new genetic associations. In addition, the scheme described enables the production of superior material in each new generation, even though progeny tests are only conducted every other generation.*

The third part of this article will discuss the improvement of Dwarf \times Tall hybrids and describe the connections between the two lines of breeding research, Tall \times Tall and Dwarf \times Tall. The possible integration of the method into an international research network will also be discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BOURDEIX R., (1988). —Efficacité de la sélection massale sur les composantes du rendement chez le cocotier. *Oléagineux*, **43**,(7), 283-295.
- [2] BOURDEIX R., SANGARE A., LE SAINT J.P., N'CHO Y.P., (1989). — Efficacité des tests hybrides d'aptitude individuelle à la combinaison chez le cocotier : premiers résultats. *Oléagineux*, **44**,(5), 209-214.
- [3] BOURDEIX R., N'CHO Y.P., LE SAINT J.P., SANGARE A., (1990). — Stratégies de sélection du cocotier *Cocos nucifera* L. I. Synthèse des acquis. *Oléagineux*, **45**, (8-9), 359-371.
- [4] COMSTOCK R.E., ROBINSON H.F., HARVEY P.H., (1949). — A breeding procedure to make maximum use of both General and Specific Combining Ability *Agronom. J.*, **41**, 360-367.
- [5] CRESS C.E., (1966). —A comparison of recurrent selection systems. *Genetics*, **54**, 1371-1379
- [6] DEMARLY Y., (1977). —Généétique et amélioration des plantes. Collection Sciences Agronomiques. Masson, Paris (FRA), 287 p.
- [7] FRANQUEVILLE H. de, TAFFIN G. de, SANGARE A., LE SAINT J.P., POMMIER M., RENARD J.L., (1989).—Mise en évidence de caractères de tolérance au *Phytophthora hevae* en Côte-d'Ivoire. *Oléagineux*, **44**, (2), 93-103.
- [8] GALLAIS A., (1978). —Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. III. Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente réciproque. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 637-666.
- [9] GALLAIS A., (1989) —Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Collection Sciences Agronomiques. Masson, Paris (FRA) 588 p.
- [10] GALLAIS A. et FOUILLOUX G., (1988) —Contribution of quantitative genetics, selection theory and simulation studies to the choice between lines and hybrids. In *Biometrics in Plant Breeding (Eucarpia)*. 23-35.
- [11] GASCON J.P., NOIRET J.M., BENARD 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**, (11), 657-662.
- [12] GASCON J.P., NUCE de LAMOTHE M. de. (1976) —Amélioration du cocotier. Méthode et suggestions pour une coopération internationale. *Oléagineux*, **31**, (11). 479-482.
- [13] HALLAUER A.R., MIRANDA J.B., (1981). —Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, (USA) 468 p.
- [14] HULL F.H., (1945). —Recurrent selection for specific combining ability in Corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **37**, 134-145.
- [15] I.R.H.O., (1989). —Rapport d'activité de l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux. Palmer à huile : sélection. *Oléagineux*, **44**, 27-57.
- [16] JAY M., BOURDEIX R., POTIER F., SANLAVILLE C., (1988). —Premier résultats de l'étude des polyphénols foliaires du cocotier. In : National Symposium on Coconut Breeding and Management, Kerala Agricultural University. (IND). Repris dans *Oléagineux*, 1989, **44**, (3), 151-161.
- [17] MEUNIER J., LE SAINT J.P., GASCON J.P., (1984a). —Recent advances in genetic improvement of coconut yield, in International conference on Cocoa and Coconut.
- [18] MEUNIER J., SANGARE A., LE SAINT J.P., BONNOT F., (1984b). —Analyse génétique des caractères du rendement chez quelques hybrides de cocotier *Cocos nucifera* L. *Oléagineux*, **39**, (12), 581-586.
- [19] NUCE de LAMOTHE M. de. (1970). —Application du principe des croisements interorigines au cocotier. Premiers résultats obtenus en Côte-d'Ivoire. *Oléagineux*, **25**, (4), 207-210
- [20] NUCE de LAMOTHE M. de, ROGNON F., (1972) —La production de semences hybrides chez le cocotier par pollinisation assistée. *Oléagineux*, **27**, (11), 539-544.
- [21] NUCE de LAMOTHE M. de, ROGNON F., (1986). —Cocotiers hybrides ou cocotiers Grands. un choix basé sur des résultats. *Oléagineux*, **41**, (12), 549-555.
- [22] NUCE de LAMOTHE M. de. (1990). —La recherche sur le cocotier : progrès réalisés et perspectives. *Oléagineux*, **45**, (3), 119-129
- [23] POONI H.S., CORNISH M.A., KEARSEY M.J., LAWRENCE M.J., (1990) —The production of superior lines and second cycle hybrids by inbreeding and selection. *Elaeis*, **1**, n 1, p. 17-30.
- [24] POWERS L., (1944). —An expansion of Jones' theory for the explanation of heterosis. *Amer. Nat.*, **78**, 275-280.
- [25] ROSENQUIST E.A., (1989). —An overview of breeding technology and selection in *Elaeis Guineensis*. *Harrisons Fleming Advisory Services Ltd.* 49 p
- [26] SANTOS G.A., CARPIO C.B., ILAGAN M.C. *et al.*, (1980) —Evaluation of various yield groups and their progenies. PCA Agric. Res. 1980 Ann. Rep., Philippines, p. 46-48
- [27] WRICKE G., WEBER W.E., (1986). —Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter, Berlin (RFA), 406 p

RESUMEN

Una estrategia para la selección del cocotero *cocos nucifera* L.

II - Mejoramiento de los híbridos Grande × Grande

R. BOURDEIX, J. MEUNIER y Y.P. N'CHO, *Oléagineux*, 1991, **46**, N° 7, p. 267-282.

Se expusó en una primera parte una síntesis de las recientes experiencias de la selección del cocotero. Las orientaciones así determinadas han contribuido a la puesta a punto del esquema de mejoramiento genético empleado en Côte-d'Ivoire por el Institut de Recherches pour les Huiles et les Oléagineux. Este esquema incluye dos ejes principales : mejoramiento de los híbridos Grande × Grande y mejoramiento de los híbridos Enano × Grande.

Esta segunda parte presenta el método de mejoramiento de los híbridos Grande × Grande. Este consiste en la creación de dos poblaciones alrededor de dos ecotipos muy diferentes que mostraron un buen comportamiento al hibridarse. En Côte-d'Ivoire, se escogió el Grande Oeste Africano (GOA) y el Grande Rennell (GRL). Durante el primer ciclo de selección, se hizo cruzamientos con los diferentes ecotipos con GOA y GRL con miras a repartirlos en dos grupos : por un lado los ecotipos compaginándose bien con GRL. Los cruzamientos intra-grupos permiten luego la constitución de dos poblaciones complementarias. Los ciclos siguientes de selección mejoran estas dos poblaciones una respecto a la otra debido a una selección recurrente recíproca en familias de medio hermanos. Se está discutiendo sobre el interés del método. Este parece bien adecuado a la biología de la planta basándose en experiencias previas a la selección. El empleo como testador de los genitores seleccionados por su aptitud a compaginar permite recuperar lo más importante del progreso genético previamente conseguido.

La tercera parte de este artículo se consagrará al mejoramiento de los híbridos Enano × Grande y a la descripción de las conexiones entre los dos ejes de selección, Grande × Grande y Enano × Grande. Se examinará la posible integración del método en una red internacional de búsquedas.